

DINÂMICA DA DIVERSIDADE ARBÓREA DE UM FRAGMENTO DE FLORESTA TROPICAL PRIMÁRIA NA AMAZÔNIA ORIENTAL – 1. PERÍODO: 1956 A 1992

João Murça Pires^{†1}
Rafael de Paiva Salomão²

RESUMO – O conhecimento da dinâmica de uma floresta permite avaliar, entre outros, o crescimento, a mortalidade, o recrutamento e a longevidade das espécies e do todo, que é a própria floresta. A médio e longo prazos possibilita também conhecer as variações da florística em nível de famílias, gêneros e/ou espécies. Objetiva-se, neste trabalho, avaliar a dinâmica da composição florística das árvores de um fragmento de floresta tropical primária densa de terra firme, no período compreendido entre 1956 e 1992, na Reserva Mocambo - anexa à Área de Pesquisas Ecológicas do Guamá-APEG, do então IPEAN, atualmente Embrapa Amazônia Oriental, localizada na segunda mais antiga e na mais populosa cidade da Amazônia brasileira: Belém, estado do Pará. Foram efetuadas mensurações dos diâmetros dos fustes das árvores (DAP $\geq$ 10,0 cm) nos anos de 1956, 58, 60, 66, 68, 71, 84, 88 e 92. Ao longo dos 36 anos de estudos, foram registrados e monitorados 1.110 indivíduos nos 2 ha, incluindo os 203 indivíduos recrutados. Esses espécimes foram distribuídos em 45 famílias, 108 gêneros e 168 espécies. Durante esse período ingressaram no ecossistema 2 famílias, 15 gêneros e 24 espécies. Em contrapartida, saíram do ecossistema 5 famílias, 22 gêneros e 35 espécies. Os prazos de ingresso de uma família, um gênero e uma espécie foram sempre superiores ao de egresso (saída) desses

¹ PR-MCT/Museu Paraense Emilio Goeldi. *In memoriam*: ★27.06.1917 – †21.12.1994.

² PR-MCT/Museu Paraense Emilio Goeldi. Depto. de Botânica. Pesquisador. C.P. 399, Cep. 66017-970, Belém-PA. Fone: 91 2176093. E-mail: salomao@museu-goeldi.br



referidos taxa implicando uma perda líquida de 3 famílias, 6 gêneros e 11 espécies no período analisado. Numa escala temporal observa-se uma perda líquida de uma espécie arbórea a cada 3,3 anos, um gênero a cada 6 anos e uma família a cada 12 anos. A taxa de mortalidade é sistemática e constantemente superior a de recrutamento, acarretando uma mortalidade média líquida de 9,1 árvores ano⁻¹. Com relação à dispersão natural, observou-se que praticamente 70% das espécies são facultativas (autocóricas/zoocóricas), 14% e 7% são, respectivamente, autocóricas e anemocóricas, enquanto que as hidrocóricas e zoocóricas corresponderam a 4% cada. Ficou evidenciado que praticamente 83% do total das 168 espécies monitoradas ao longo de 36 anos são tolerantes à sombra, enquanto as demais dependem das clareiras; conseqüentemente, o dinamismo da florística está concentrado maciçamente nessas espécies tolerantes – 83% nos ingressos e 62% nos egressos. Concluiu-se que no fragmento de floresta tropical primária da Reserva Mocambo/APEG, o ecossistema está se degenerando tanto na biodiversidade quanto na estrutura do estrato arbóreo, ou seja, a comunidade biológica (floresta) não se encontra no estágio clímax ou em equilíbrio dinâmico, pois está sofrendo mudanças direcionais em decorrência das condições ambientais não permanecerem relativamente estáveis.

PALAVRAS-CHAVE: Floresta tropical primária, Fragmento florestal, Parcelas permanentes, Dinâmica e estrutura, Amazônia.

ABSTRACT – Knowledge of the dynamics of a forest will allow for the evaluation of its growth and death rates, recruitment and age of its species, as well as of the forest as a whole. At medium/long term it will also allow for the knowledge of floristic variations within families, genera and/or species. This paper aims at evaluating the dynamics of the floristic composition of trees existing in a fragment of primary, dense, lowland tropical forest in the Reserva Mocambo – a part of the Ecologic Research Area of Guamá-APEG, formerly belonging to IPEAN, and now to EMBRAPA – which is located in the second oldest and most populous town of the Brazilian Amazon: Belém, in Pará. Measurements of trunk diameters were performed in 1956, 58, 60, 66, 68, 71, 84, 88 and 92. During these 36 years of study, 1,110 individuals growing in the 2 ha under study and having DBH ≥ 10.0 cm were registered and monitored,



including the 203 individuals recruited along the period. These specimens were distributed in 45 families, 108 genera and 168 species. During this period, 2 families, 15 genera and 24 species entered the ecosystem; on the other hand, 5 families, 22 genera and 35 species left. The stretch of time required by a family, a genus or a species to enter the ecosystem was always longer than the one required by the referred to leave, thus producing a net loss of 3 families, 6 genera and 11 species in the period of study. A time schedule will show the net loss of one species of tree every 3.3 years, one genus every 6 years and one family every 12 years. Mortality is systematic and constantly higher than recruitment, causing an average net death rate of 9.1 trees year⁻¹. As to the natural dispersion of species, it was observed that practically 70% of species are facultative (autochorous/zoochorous), 14% and 7% are respectively antochorous and anemochorous, whilst both hydrochorous and zoochorous are 4% each. It was found that practically 83% of the total 168 species which were monitored through 36 years were shade tolerant, whilst the remaining ones depend on clearings; consequently, the dynamics of floristics concentrates heavily in these shade tolerant species – 83% of entrances and 62% of egressions. It was concluded that in the tropical primary forest fragment of the Reserva Mocambo/APEG, the ecosystem is degenerating both as regards diversity and as to structure of the tree stratum, that is, the biologic community (the forest) is not undergoing a climax, but rather is suffering directional changes due to the fact that environmental conditions have no relative stability.

KEY WORDS: Primary tropical forest, Forest fragment, Permanent sample plots, Dynamics and structure, Amazon.

INTRODUÇÃO

O conhecimento da dinâmica de uma floresta permite avaliar, entre outros, o crescimento, a mortalidade, o recrutamento e longevidade das espécies e dos indivíduos da floresta. A médio e longo prazos possibilita também conhecer as variações da composição florística em nível de famílias, gêneros e/ou espécies e se essas

variações são cíclicas ou não e, se o são, como se comportam estes ciclos; neste caso, a biologia reprodutiva das espécies deve também ser muito bem estudada para uma compreensão mais ampla da dinâmica do ecossistema. Estes conhecimentos são de extrema importância para o manejo sustentável dos recursos florestais como também para a conservação dos diversos ecossistemas florestais e da diversidade biológica a eles intrínseca e do bioma como um todo.

A estrutura de idade das espécies arbóreas das florestas neotropicais é, ainda hoje, praticamente desconhecida. Estes estudos são possíveis também através de inventários florestais contínuos onde são empregadas parcelas permanentes. Nestes, em intervalos de tempo regulares ou não, são efetuadas observações e mensurações periódicas (Whitmore 1989; Condit *et al.* 1992; Worbes 1992; Phillips & Gentry 1994).

A grande heterogeneidade florística das florestas neotropicais tornam essas análises muito complexas e de difícil interpretação. Pressupostos fundamentais para o sucesso deste tipo de estudo são: a regularidade de recursos financeiros, a perseverança da equipe envolvida, a formação de 'escola' (recursos humanos que continuarão a pesquisa); a escolha do local apropriado (deve ser garantida a integridade da área por, seguramente, 100 a 200 anos) e, finalmente, sorte para que nenhuma atividade antrópica (queimadas em áreas contíguas, invasões por grileiros ou movimentos sociorurais reivindicatórios, etc.) ou algum fenômeno natural perturbem irreversivelmente a área, impossibilitando a continuidade da pesquisa.

Estudos de crescimento, mortalidade e dinâmica das florestas neotropicais são, ainda hoje, em número reduzido. Todavia, com significativa relevância se pode citar, entre outros, os trabalhos de Pires & Moraes (1966); Moraes (1970); Pires (1976); Veillon *et al.* (1976); Putz & Milton (1982); Jardim (1990); Salomão *et al.* (1988),



Rankin-de-Merona *et al.* (1990, 1992); Salomão (1990); Phillips & Gentry (1994); Condit *et al.* (1996); Oliveira (1997); Salomão & Matos (1998); Carvalho (1999) e Carvalho *et al.* (1999).

Esta pesquisa foi implantada em 1956, na Reserva Mocambo, por Jonh Pitt, técnico da Missão do Fundo para a Agricultura e o Desenvolvimento Sustentável (FAO), da Organização das Nações Unidas (ONU), à disposição do Serviço Florestal do Ministério da Agricultura, pelo Convênio entre a Superintendência do Plano de Valorização Econômica da Amazônia (SPEVEA), atual Superintendência de Desenvolvimento da Amazônia (SUDAM) e FAO foi continuada pelo Dr. João Murça Pires que contou com a colaboração de vários pesquisadores que o ajudaram nas diversas medições posteriores.

Em 1993, tomou-se a decisão abranger em um só banco de dados os levantamentos botânicos executados pelos autores na Amazônia brasileira, que totalizavam 38,5 ha e 26 ha, respectivamente. Essencialmente, dois trabalhos seriam produzidos: um sobre a biodiversidade arbórea das florestas amazônicas (terra firme, várzea e igapó) – cuja autoria principal caberia ao Dr. Murça Pires e outro que seria sobre a estrutura e a biomassa destas florestas, tendo o segundo deste como autor principal. Infelizmente, com o falecimento do Dr. Murça Pires, em dezembro de 1994, estes trabalhos caíram em letargia.

Concomitamente à união dos bancos de dados, decidiu-se também que os estudos de dinâmica florestal poderiam ser reunidos em um trabalho maior. Todavia, devido aos dados das parcelas permanentes do segundo autor (1 ha em Carajás, 6 ha em Marabá, 3 ha em Peixe-Boi e 2 ha em Porto Trombetas) abrangerem um espaço de tempo relativamente curto para esta análise (implantação: 1986 com 4 medições; 1998 com 4 medições; 1991 com 5 medições; e 1997 com

2 medições, respectivamente) optou-se por publicar primeiramente este trabalho sobre a dinâmica da florística arbórea. Posteriormente, num outro trabalho que abrangerá outra medição (programada para 1999), totalizando 43 anos de observações e mensurações, será feita uma análise concisa da dinâmica da estrutura dessa floresta.

Este trabalho objetiva avaliar a dinâmica da composição florística das árvores de um fragmento de floresta tropical primária densa de terra firme, no período compreendido entre 1956 a 1992, na Reserva Mocambo, localizada na segunda mais antiga e na mais populosa cidade da Amazônia brasileira, Belém, capital do estado do Pará. Trata-se, provavelmente, do mais antigo estudo de dinâmica de uma floresta neotropical com uso de parcelas permanentes na Amazônia.

METODOLOGIA

Caracterização da área de estudo

Este estudo, iniciado em 1956, foi realizado na floresta de terra firme da Reserva Mocambo anexa à Área de Pesquisas Ecológicas do Guamá (APEG), do então Instituto de Pesquisas e Experimentação Agropecuária do Norte (IPEAN), atual Embrapa Amazônia Oriental, em Belém, Pará.

A APEG é composta por três ecossistemas básicos: a Reserva Mocambo, com 5,7 ha de floresta de terra firme (onde, em 2 ha foi executado este trabalho), a Reserva Catu, com 100 ha de mata de igapó e a Reserva Aurá, com 400 ha de mata de várzea (Figura 1) cujas coordenadas geográficas aproximadas são 1°28' S e 48°29' W.

As principais variáveis meteorológicas obtidas na Estação Belém – latitude 1°27' S, longitude 48°28' W, altitude 24m, Ident. DNDEE: 00148002 – (SUDAM 1984), em 1993, são: temperatura



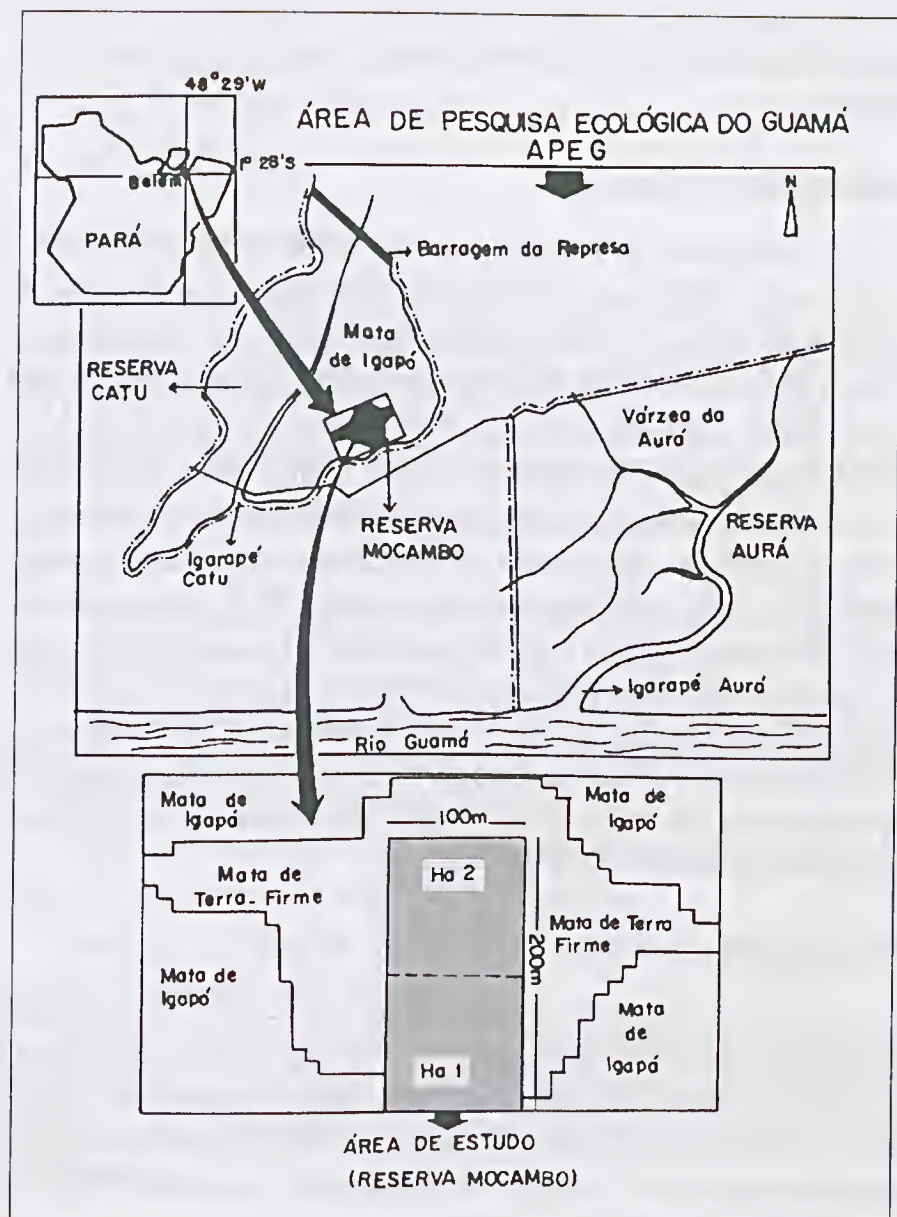


Figura 1 - Localização da área de estudos na Reserva Mucambo, anexa à Área de Pesquisa Ecológica do Guamá-APEG, da Embrapa Amazônia Oriental, Belém (PA).

média anual de 26°C, precipitação anual de 3.189 mm, umidade relativa anual média de 86% e insolação anual igual a 2.156 horas (IBGE 1997).

Amostragem da vegetação

A amostragem da vegetação da floresta de terra firme abrangeu uma área de 200 m por 100 m (2 ha), dividida em 20 parcelas de 100 m x 10 m que, por sua vez, eram subdivididas em 10 quadras de 10 m x 10 m. A metade do retângulo da Figura 1 corresponde o hectare 1 ou Unidade Amostral 1 (UA 1) e a outra metade, o hectare 2 ou UA 2. Em síntese, cada hectare era composto por 10 parcelas ou 100 quadras.

Todo indivíduo com CAP (circunferência do tronco a 1,30 m do solo ou acima das sapopemas) igual ou superior a 30 cm era registrado, plaqueado, identificado e tinha medida a CAP. Ao lado de cada indivíduo qualificado foi colocada uma estaca de acapu (*Vopucapoua americana*) com uma placa e o respectivo número de registro da árvore. Neste trabalho, a CAP foi transformada em DAP (diâmetro a 1,30 m do solo ou acima das sapopemas). Desta forma, as árvores que apresentavam CAP < 31,0 cm foram desprezadas, pois adotou-se como limite mínimo o DAP de 10,0 cm.

Mensurações

As medidas tomadas foram as seguintes: CAP, altura total da árvore até a extremidade da copa, fuste ou altura até a 1ª ramificação do tronco, diâmetro horizontal da copa, altura e número de sapopemas – expansões basilares do tronco; as medições das alturas foram feitas com auxílio de balões de borracha cheios com hidrogênio no ano de 1966 (Pires & Moraes 1966).

O local da medição, em 1956, foi marcado na árvore com um prego e uma faixa de tinta branca. As medidas dos diâmetros não



obedeceram um método absolutamente rigoroso porquanto foram feitos com fita métrica com resolução mínima de 0,5 cm (*l.c.*). Foram efetuadas mensurações dos diâmetros nos anos de 1956, 58, 60, 66, 68, 71, 84, 88 e 92.

Convenções e conceituações

Na distribuição das famílias, espécies e indivíduos, em classes de variação quantitativa, foi adotada a seguinte convenção, tendo como referência os anos inicial (1956) e final (1992): $\uparrow$ = variável (nº de famílias, de espécies ou de indivíduos) em crescimento; $\downarrow$ = variável em declínio; $\leftrightarrow$ = variável estável (o táxon apresenta o mesmo valor nos extremos do período, havendo pequenas variações nos anos intermediários); K = valor constante.

Registro: táxon (unidade taxonômica: família, gênero e espécie) que foi registrado necessariamente no ano 1 - 1956.

Ingresso: táxon que entrou na amostragem após o ano 1, por apresentar indivíduo que atingiu a qualificação diamétrica adotada, no caso, $DAP \geq 10$ cm. Sin: recrutamento.

Egresso: táxon que saiu da amostragem através da morte do indivíduo que o representava. Sin.: mortalidade.

Reingresso: táxon que registrado no ano inicial, saiu da amostra para num outro momento retornar.

Perda Líquida: é o valor, necessariamente inferior, apurado do total de indivíduos do táxon no ano inicial, abatido da somatória dos ingressos + reingressos + egressos, inferior àquele observado inicialmente.

RESULTADOS

Ao longo dos 36 anos de estudos foram registrados e monitorados 1.110 indivíduos com DAP $\geq 10,0$ cm nos 2 ha estudados; incluindo os 203 indivíduos recrutados no decorrer deste período. Esses espécimes foram distribuídos em 45 famílias, 108 gêneros e 168 espécies (Anexo 1). A variação da composição florística, em relação ao número de famílias e de espécies nos respectivos anos de amostragens, é apresentada na Figura 2.

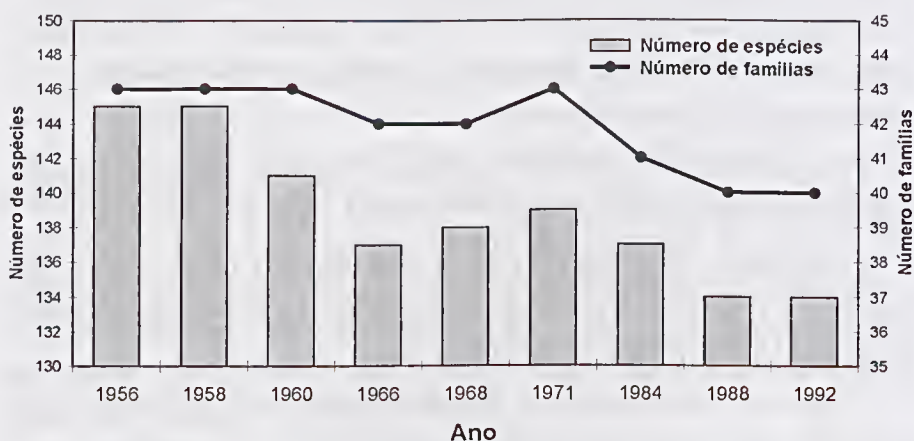


Figura 2 - Dinâmica da composição florística de 2 ha de floresta tropical primária no fragmento da Reserva Mocambo-APEG, Belém (PA), entre 1956 e 1992.

Famílias botânicas

No período considerado foi registrado um total de 45 famílias nas duas unidades amostrais, média de 36 famílias ha^{-1} – mínimo de 33 famílias ha^{-1} em 1992 e máximo de 38 em 1956 (Tabela 1).

A dinâmica da diversidade (n° de espécies) arbórea das famílias botânicas, ao longo dos 36 anos (Tabela 2), permite observar que:

Tabela 1 - Parâmetros da dinâmica da composição florística arbórea (DAP $\geq$ 10,0 cm) em 2 ha de floresta tropical primária densa de terra firme, num fragmento da Reserva Mocambo-APEG, no período de 1956 a 1992, em Belém (PA).

Composição florística arbórea (2 ha)	Ano								Total
	1956	1958	1960	1966	1968	1971	1984	1988	
Famílias registradas (1)	43 (38)	43 (37)	43 (37)	42 (36)	42 (36)	43 (36)	41 (34)	40 (34)	45 (36)
Espécies registradas (1)	145 (105)	145 (105)	141 (103)	137 (99)	138 (100)	139 (101)	137 (99)	134 (97)	168 (101)
Espécies ingressadas (2)	-	1	0	4	1	5	8	2	23
Espécies reingressadas (3)	-	0	0	0	1	0	0	0	1
Espécies re-egressas (4)	-	0	0	0	0	0	0	0	1
Espécies egressas (5)	-	1	4	8	1	4	10	5	34
Indivíduos (1)	907 (453)	910 (455)	879 (439)	869 (434)	865 (432)	848 (432)	791 (395)	787 (393)	1.110
Indivíduos recrutados	-	15	1	48	19	27	48	21	203
Indivíduos mortos	-	12	32	58	23	44	105	25	326

Notas: (1) Número entre parêntesis refere-se ao valor médio por ha; (2) Espécies que ainda não haviam sido registradas por não apresentarem o DAP mínimo de 10 cm; (3) Espécies que haviam sido registradas no ano inicial (1956), saíram num determinado tempo e retornaram novamente ao ecossistema; (4) Espécies que haviam sido registradas no ano inicial, saíram num determinado tempo, retornaram novamente ao ecossistema e voltaram a sair; (5) Espécies que foram registradas no ano inicial e que morreram no período analisado, não mais retornando.

Tabela 2 - Dinâmica da diversidade e da abundância arbórea, por família, em 2 ha de floresta tropical densa de terra firme, no fragmento da Reserva Mocambo-APEG, no período de 1956 a 1992, Belém (PA).

Família	Diversidade arbórea = N° de Espécies / 2 ha										Abundância arbórea = N° de Espécies / 2 ha									
	1956	1958	1960	1966	1968	1971	1984	1988	1992	$\Delta_{56,92}$	1956	1958	1960	1966	1968	1971	1984	1988	1992	$\Delta_{56,92}$
Anacardiaceae	3	3	3	3	3	3	2	2	2	↓	16	16	16	16	16	14	8	7	6	↓
Annonaceae	2	2	2	2	2	2				↓	2	2	2	2	2	2				↓
Apocynaceae	5	5	5	5	5	5	5	5	5	K	13	14	14	12	12	12	9	10	9	↓
Araliaceae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	K	1	1	1	1	1	1	1	1	1	K
Arecaceae	1	1	1	1	1	1	2	1	1	↔	2	2	1	1	1	1	4	3	3	↑
Boraginaceae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	K	1	1	1	1	1	1	1	1	1	K
Burseraceae	14	14	14	14	14	15	15	15	15	↑	198	199	192	179	173	168	118	112	101	↓
Caesalpinhiaceae	9	9	9	8	8	8	8	8	8	↓	37	36	36	37	38	38	41	41	43	↑
Caryocaraceae	2	2	2	2	2	2	2	2	2	K	7	7	6	6	6	6	7	7	7	↔
Cecropiaceae	3	3	3	2	2	3	3	3	3	↔	12	10	10	7	7	7	7	12	11	↓
Celastraceae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	K	21	21	21	20	17	16	14	14	10	↓
Chrysobalanaceae	10	9	8	9	9	9	9	8	8	↓	24	23	21	28	29	26	24	24	25	↑
Clusiaceae	3	3	3	3	3	3	3	3	3	K	33	35	33	32	33	33	35	35	36	↑
Combretaceae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	K	3	3	3	2	2	1	1	1	1	↓
Dichapetalaceae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	K	10	11	12	9	9	9	7	7	7	↓
Ebenaceae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	K	2	1	1	1	1	1	1	1	1	↓

Tabela 2 - Dinâmica da diversidade e da abundância arbórea, por família, em 2 ha de floresta tropical densa de terra firme, no fragmento da Reserva Mocambo-APEG, no período de 1956 a 1992, Belém (PA). (continuação)

Família	Diversidade arbórea = N° de Espécies / 2 ha										Abundância arbórea = N° de Espécies / 2 ha																									
	1956					1960					1966					1971					1984					1988					1992					$\Delta_{56,92}$
	1956	1958	1960	1966	1968	1971	1984	1988	1992	1956	1958	1960	1966	1968	1971	1984	1988	1992	1956	1958	1960	1966	1968	1971	1984	1988	1992	$\Delta_{56,92}$								
Elaeocarpaceae	1	1	1	2	2	2	1	1	1	↔	2	2	3	3	3	1	1	1	↓									↓								
Euphorbiaceae	5	5	4	5	5	4	5	4	4	↓	6	6	5	7	8	6	9	8	9	↑								↑								
Fabaceae	5	5	4	2	3	3	4	4	3	↓	5	5	4	2	3	3	4	4	4	↓								↓								
Flacourtiaceae	1	1	1							↓	1	1	1						↓								↓									
Hippocrateaceae	1	1	1	1	1	1				↓	4	3	3	3	3	3			↓								↓									
Humiriaceae	3	3	3	3	3	2	1	1	1	↓	17	18	18	14	12	9	4	6	5	↓								↓								
Icacinaceae	3	3	3	3	3	2	2	2	2	↓	22	22	22	25	23	21	19	17	17	↓								↓								
Lacistemaceae						1	1			K						1	1		K								K									
Lauraceae	4	4	4	4	4	4	5	5	6	↑	6	7	7	8	8	8	7	8	↑									↑								
Lecythidaceae	7	7	7	6	6	6	6	6	6	↓	179	177	175	186	184	193	204	204	205	↑								↑								
Linaceae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	K	3	3	3	3	3	3	3	3	K								K									
Melastomataceae	3	3	3	2	2	2	2	2	2	↓	6	6	5	7	7	7	7	7	↑									↑								
Meliaceae	5	5	4	4	5	5	4	4	4	↓	7	7	6	7	8	8	7	6	5	↓								↓								
Mimosaceae	11	11	11	12	11	10	9	10	10	↓	32	34	34	33	32	28	28	29	30	↓								↓								
Monimiaceae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	K	1	1	1	1	1	1	1	1	↑									↑								
Moraceae	4	4	4	4	4	4	4	4	4	K	14	14	12	11	12	14	13	13	13	↓								↓								

Tabela 2 - Dinâmica da diversidade e da abundância arbórea, por família, em 2 ha de floresta tropical densa de terra firme, no fragmento da Reserva Mocambo-APEG, no período de 1956 a 1992, Belém (PA). (continuação)

Família	Diversidade arbórea = N° de Espécies / 2 ha										Abundância arbórea = N° de Espécies / 2 ha									
	1956	1958	1960	1966	1968	1971	1984	1988	1992	$\Delta s_{6,92}$	1956	1958	1960	1966	1968	1971	1984	1988	1992	$\Delta s_{6,92}$
Myristicaceae	3	4	4	4	4	5	5	5	5	↑	45	46	44	44	44	44	45	43	45	↔
Myrtaceae	3	3	3	2	2	2	2	2	2	↓	3	3	3	2	2	2	2	2	2	↓
Nyctaginaceae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	K	1	1	1	1	1	1	2	2	1	↔
Ochnaceae							1	1	1	↑							1	1	1	↑
Olacaceae	2	2	2	2	2	2	2	2	2	K	12	12	11	10	10	10	7	7	7	↓
Polygonaceae	1	1	1	1	1	1				↓	1	1	1	1	1	1				↓
Rubiaceae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	K	7	7	7	7	7	7	6	6	6	↓
Sapotaceae	12	12	12	12	12	12	14	14	14	↑	63	65	61	60	59	62	65	67	69	↑
Sterculiaceae	3	3	3	3	3	4	4	4	4	↑	26	25	24	24	26	28	33	33	34	↑
Tiliaceae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	K	1	1	1	1	1	1	1	1	1	K
Verbenaceae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	K	1	1	1	1	1	1	1	1	1	K
Violaceae	2	2	2	2	2	2	2	2	2	K	3	4	4	5	7	6	4	5	6	↑
Vochysiaceae	2	2	2	2	2	2	2	2	2	K	57	56	53	49	51	41	37	37	40	↓
TOTAL	145	145	141	137	138	139	137	134	134	-	907	910	879	869	865	848	791	787	784	-

- As famílias com maior número de espécies foram Burseraceae (15 a 14 espécies), Sapotaceae (14 a 12), Mimosaceae (11 a 9), Chrysobalanaceae (10 a 9) e Caesalpiniaceae (8 a 9); para quaisquer dos anos estudados estas cinco famílias respondem por, no mínimo, 38% da diversidade das espécies arbóreas.
- Dezessete famílias (38% do total) apresentaram uma única espécie durante todo o período e no ano 1 (1956), oito famílias (19%) apresentavam uma única espécie com um único indivíduo, enquanto que no ano 9 (1992), nove famílias (23%) encontravam-se nesta situação.
- Vinte famílias (44%) mantiveram a diversidade arbórea constante nos anos estudados enquanto três famílias: Arecaceae, Cecropiaceae e Elaeocarpaceae (7% do total) ficaram estáveis, apresentando ligeira variação no período intermediário aos extremos.
- Considerando-se a primeira e a última mensurações, observa-se que 16 famílias (36%) apresentaram decréscimo no número de espécies, enquanto apenas seis famílias (13%) aumentaram a respectiva diversidade específica: Burseraceae, Lauraceae, Myristicaceae, Ochnaceae, Sapotaceae e Sterculiaceae.
- Cinco famílias: Annonaceae (com duas espécies), Flacourtiaceae, Hippocrateaceae, Lacistemaceae e Polygonaceae (com uma espécie cada) saíram da amostra até 1992. Em contraposição, apenas duas famílias ingressaram no ecossistema após 1956: Lacistemaceae em 1971 (que saiu em 1984) e Ochnaceae, em 1984, que até 1992 ainda permanecia.

A dinâmica da abundância (nº de indivíduos) arbórea das famílias botânicas no período considerado (Tabela 2), permite observar que:



- As famílias com maior número de indivíduos são Burseraceae, Lecythidaceae, Sapotaceae e Myristicaceae, que juntas respondem por mais da metade do total de indivíduos para quaisquer dos anos analisados.
- De 1956 a 1960, Burseraceae apresentou maior número de árvores seguida por Lecythidaceae; a partir de 1966, as posições se inverteram, ou seja, Burseraceae apresentou um decréscimo de praticamente metade (49%) do número de indivíduos entre 1956 a 1992; em contraposição à Lecythidaceae que apresentou no mesmo período um incremento positivo de 15%.
- Considerando-se os extremos do período observa-se que 23 famílias apresentaram decréscimo do número de indivíduos em relação a 1992, contra 13, que aumentaram a abundância no sentido inverso.
- Três famílias (Caryocaraceae, Myristicaceae e Nyctaginaceae) apresentaram estabilidade ao longo dos 36 anos de monitoramento em contraposição a seis que mantiveram constante o número de indivíduos.

A dinâmica da diversidade arbórea, em contraposição à abundância das famílias ao longo dos 36 anos de monitoramento (Tabela 3), permite observar que:

- Em 11 famílias [$\frac{1}{4}$ do total] tanto o número de espécies quanto o de indivíduos decresceu; em outras cinco famílias ou 11% do total (Caesalpinaceae, Chrysobalanaceae, Euphorbiaceae, Lecythidaceae e Melastomataceae), a diversidade decresceu enquanto a abundância aumentou.
- Em nove (20%), o número de espécies se manteve constante enquanto o de indivíduos decresceu; outras seis (13%) apresentaram diversidade e abundância constantes:



Araliaceae, Boraginaceae, Lacistemaceae, Linaceae, Tiliaceae e Verbenaceae.

- Somente em quatro famílias ou 9% (Lauraceae, Ochnaceae, Sapotaceae e Sterculiaceae) houve aumento tanto da diversidade quanto da abundância arbórea.
- Enquanto o número de espécies se manteve constante em Clusiaceae, Monimiaceae, Violaceae, Caryocaraceae e Nyctaginaceae, o número de indivíduos aumentou somente nas três primeiras, ficando estável nas demais.
- Burseraceae e Myristicaceae aumentaram a diversidade, mas a abundância diminuiu na primeira e se manteve estável na segunda, enquanto Arecaceae, Cecropiaceae e Elaeocarpaceae mantiveram a diversidade estável, variando a abundância que aumentou na primeira e diminuiu nas demais.

Tabela 3 - Matriz da dinâmica da diversidade *versus* a abundância das famílias botânicas em 2 hectares de floresta tropical primária densa, no fragmento da Reserva Mocambo-APEG, de 1956 a 1992, Belém (PA).

Nº S _{pp} / Nº IND.	↑	↓	↔	K	Totais
↑	4	5	1	3	13
↓	1	11	2	9	23
↔	1	0	0	2	3
K	0	0	0	6	6
Totais	6	16	3	20	45

Convenção: Δ 56,92 [variação do ano inicial (1956) ao ano final (1992)]

↑ = crescente; ↓ = decrescente; ↔ = estável; K = constante



Gêneros

Durante o período, foram registrados um total de 108 gêneros. As 34 espécies que saíram do ecossistema compreendiam 30 gêneros, dos quais 21 saíram definitivamente até 1992. Em contrapartida, todas as 23 espécies ingressadas a partir de 1956, eram de gêneros distintos – não havia duas ou mais espécies de um único gênero – salientando-se, contudo, que 15 eram inéditos, ou seja, não estavam presentes no início da pesquisa.

A maior diversidade de espécies foi observada nos gêneros *Protium* (11 espécies), *Licania* (nove espécies), *Inga* e *Trichilia* (cinco espécies cada) e *Pouteria* (quatro espécies). Outros oito gêneros (*Eschweilera*, *Eugenia*, *Franchetella*, *Iryanthera*, *Micropholis*, *Ormosia*, *Pourouma* e *Swartzia*) apresentaram três espécies, enquanto outros 15 exibiram duas espécies, os restantes 80 contribuíram com uma única espécie (Anexo 1).

Dois gêneros merecem destaque: *Ormosia*, que em 1956 tinha três espécies (*O. flava*, *O. nobilis* e *O. paraensis*) e, dez anos depois, não apresentava uma única espécie sequer. Todavia, em 1968, *O. nobilis* retornou para sair definitivamente em 1992 e *Trichilia* que do total de cinco espécies perdeu duas (*T. lecointei* e *T. schomburgkii*), em contraposição a uma que ingressou em 1968 (*Trichilia* sp.).

Espécies

Na caracterização das 168 espécies amostradas, durante os 36 anos de monitoramento, com respectiva família, nome popular, forma de dispersão natural, estágio sucessional e abundância nos respectivos anos amostrais (Anexo 1), observa-se que:



- Em termos absolutos, nos 2 ha, o número de espécies (diversidade arbórea) em quaisquer dos anos analisados nunca foi superior ao ano inicial, tampouco quando se considera a média por hectare, assim como abundância, excetuando-se o ano de 1958 (Tabela 1).
- Sessenta espécies (36%) ocorreram com um único indivíduo (espécies raras) durante todo o período – grafadas em negrito no Anexo 1.
- As espécies de maior abundância, tanto em 1956 quanto em 1992, foram *Eschweilera coriacea*, *Protium trifoliolatum*, *Lecythis idatimon* e *Vochysia guianensis*, e a primeira o foi em quaisquer dos anos analisados.
- Nas 113 espécies persistentes (aquelas que se mantiveram desde a primeira medição) percebe-se que 25 apresentaram crescimento no número de indivíduos, enquanto o dobro (50) apresentou declínio; 29 mantiveram-se constante e 9 permaneceram estáveis.
- As 23 espécies ingressadas no ecossistema foram distribuídas em 15 famílias e 23 gêneros e 17 (74%) destas apresentaram um único indivíduo durante todo o período, enquanto outras três, duas e uma espécies apresentaram, em 1992, respectivamente, dois, três e cinco indivíduos; apenas *Licania micrantha* e *Lacistema sp* não estavam presentes quando da última medição.
- Nas 21 espécies ingressas e persistentes até 1992, nota-se que 15 mantiveram a abundância constante, contra quatro que aumentaram-na e duas que permaneceram estáveis.
- O ciclo de ingresso de espécies inéditas calculado foi de uma espécie a cada 1,6 ano se considerados todos os ingressos e de



uma espécie a cada 1,7 ano se consideradas apenas as persistentes até a última medição.

- Houve somente um reingresso durante todo o período: *Ormosia uobilis*, em 1968, que todavia voltou a sair em 1992.
- As 34 espécies egressas do ecossistema estavam distribuídas em 21 famílias e 30 gêneros; destas, 27 espécies (79%) apresentaram durante todo o período um único indivíduo, outras quatro espécies apresentavam dois indivíduos no ano inicial enquanto outras duas apresentavam quatro espécimes. Apenas *Pentaclethra macroloba* variou de um a dois indivíduos até sair.
- O ciclo de egresso é de uma espécie a cada 1,1 ano, o que equivale dizer que este tempo é 31% inferior ao do ciclo de ingresso, quando o menos crítico era que ocorresse o contrário;
- Considerando-se que nos anos inicial e final tinha-se 145 e 134 espécies, respectivamente, e que houve um ingresso de 23 espécies contra 34 que saíram, a perda líquida na diversidade arbórea foi de 11 espécies ao longo dos 36 anos de monitoramento, ou seja, a cada 3,3 anos perdia-se uma espécie.
- Em termos absolutos, o maior recrutamento foi de *Lecythis idatimou* (18 indivíduos), *Theobroma subincanum* (15), *Vouacapoua americana* (14) e *Eschweilera coriacea* (15) e a maior mortalidade foi de *Protium trifoliolatum* (44), *P. spruceanum* (16), *Vochysia guianensis* (15) e *Goupia glabra* (11).
- Relativamente ao total da espécie o maior recrutamento foi de *Theobroma subincanum* com incremento de 600% e *Conceveiba guianensis* com 500%; em relação à mortalidade, *Thyrsodium paraense* com 86% e *Swartzia racemosa* com 75% foram as espécies que se destacaram.



- Treze espécies, ao longo dos 36 anos, compõem o grupo das espécies dominantes (aquelas cuja soma do número de indivíduos perfaz metade do total) do ecossistema (Tabela 4).

Resumidamente, durante o período de 36 anos foram registradas um total de 45 famílias, 108 gêneros e 168 espécies nos 2 ha de floresta tropical primária amostrados. Ao longo deste tempo ingressaram no ecossistema duas famílias (Ochnaceae e Lacistemaceae que, contudo, saiu antes de 1992), 15 gêneros e 24 espécies; em contrapartida, saíram 5 famílias, 22 gêneros e 35 espécies (Figura 3).

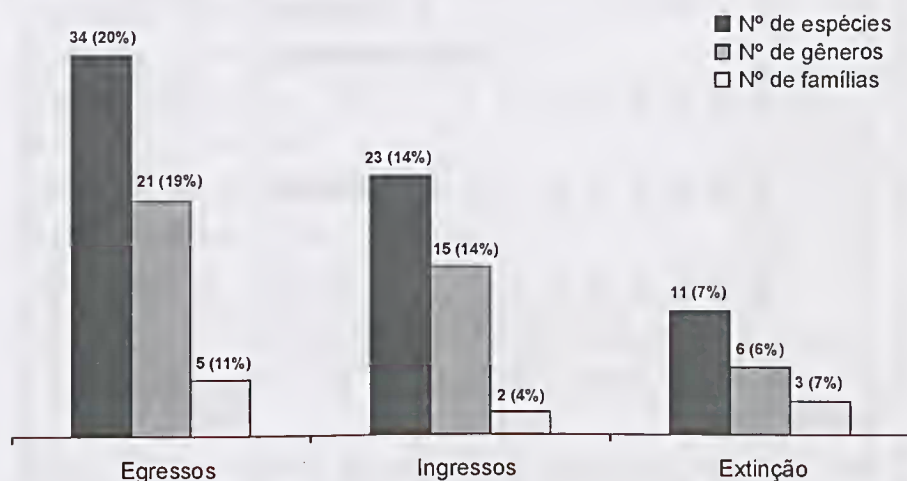


Figura 3 - Total de famílias, gêneros e espécies de acordo com ingresso, egresso e perda (extinção local), nos 2 ha de floresta tropical primária do fragmento da Reserva Mocambo-APEG, Belém (PA). Os números entre parêntesis referem-se ao percentual em relação ao total do período entre 1956 e 1992.

Numa escala temporal observa-se uma perda líquida de uma espécie arbórea a cada 3,3 anos, um gênero, a cada seis anos e uma família a cada 12 anos, ou seja, num período de 12 anos perde-se uma família, dois gêneros e praticamente quatro espécies. Já num período de 7,2 anos – que é o prazo de egresso de uma família – saem

Tabela 4 - Dinâmica da abundância das espécies arbóreas (número de indivíduos em 2 ha) dominantes do fragmento de floresta primária no período entre 1956 e 1992, Reserva Mocambo-APEG, Belém (PA).

Espécie	Ano								$\Delta_{56,92}$
	1956	1958	1960	1966	1968	1971	1984	1988	1992
1. <i>Eschweilera coriacea</i>	104	103	102	106	103	106	117	116	117
2. <i>Protium trifoliolatum</i>	77	76	472	66	65	62	38	35	33
3. <i>Lecythis idatimom</i>	58	58	57	66	67	73	75	76	76
4. <i>Vochysia guianensis</i>	50	49	46	43	46	37	32	32	35
5. <i>Iryanthera juruensis</i>	27	27	26	27	27	26	26	24	24
6. <i>Tovomita choysiana</i>	26	28	27	24	25	25	26	24	24
7. <i>Protium altisoni</i>	25	27	26	23	25	24	22	21	19
8. <i>Protium spruceanum</i>	23	23	22	20	20	20			
9. <i>Goupia glabra</i>	21	21	21	20	17	16			
10. <i>Vouacapoua americana</i>	19	19	19	21	23	23	31	31	33
11. <i>Protium decandrum</i>	17	17	16	15					
12. <i>Micropholis acutaigula</i>	15	16	16	15	16	17	18	18	19
13. <i>Theobroma subincanum</i>							17	18	18
TOTAL	462 (51%)	464 (51%)	450 (51%)	446 (51%)	434 (50%)	429 (51%)	402 (51%)	395 (50%)	398 (51%)
Nº espécies dominantes	12	12	12	12	11	11	10	10	10

Notas: (1) Os valores intrínsecos a cada ano referem-se às espécies dominantes.

(2) Os percentuais entre parêntesis referem-se ao percentual em relação ao total de indivíduos nos 2 ha.

também, uma família, 4,2 gêneros e praticamente 6,5 espécies, em oposição ao ingresso a cada 18 anos (prazo do ingresso de uma família) de uma outra família, 7,5 gêneros e 11,3 espécies. Em outras palavras, fixando-se o tempo do ciclo de ingresso de uma 'nova' família em relação aos *taxa* egressos, observa-se que 2,5, 10,6 e 16,4 famílias, gêneros e espécies, respectivamente, terão sido extintos localmente no mesmo período de 18 anos daquele ciclo (Figura 4).

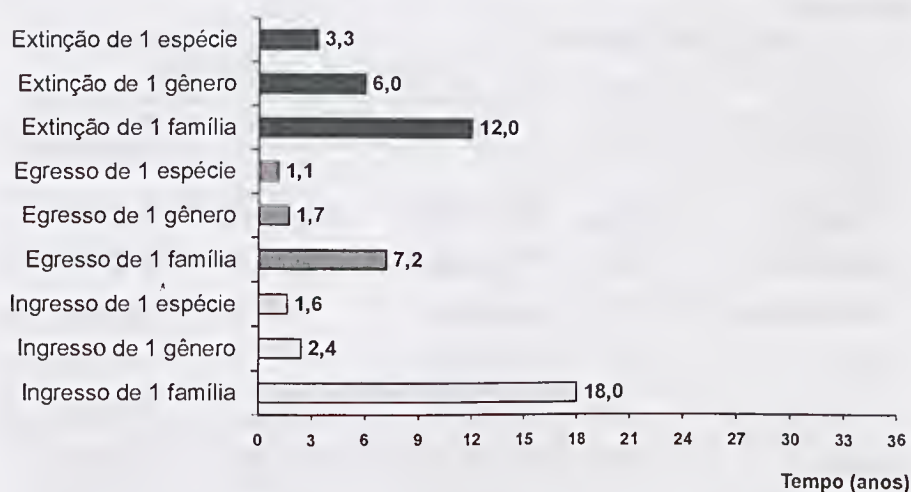


Figura 4 - Tempo de ingresso, egresso e extinção local uma de família, um gênero e uma espécie num período de 36 anos de monitoramento em 2 ha de um fragmento de floresta tropical primária, Reserva Mocambo-APEG, Belém (PA).

Dispersão natural

Com relação à dispersão natural das espécies (Anexo 1), compiladas na Tabela 5, observa-se que praticamente 70% das espécies são facultativas (autocóricas/zoocóricas), 14% e 7% são, respectivamente, autocóricas e anemocóricas, enquanto que as hidrocóricas e zoocóricas correspondem a 4% cada. Estas proporções praticamente

se mantêm com relação às espécies que ingressaram no ecossistema a partir de 1956, à exceção das autocóricas que apresentaram um incremento positivo de 33%. Já nas espécies egressas observa-se uma redução substancial de c.a. 40% das espécies facultativas; em sentido oposto, as estritamente zoocóricas quase triplicaram o número de espécies.

Tabela 5 - Dispersão natural das espécies arbóreas ($DAP \geq 10,0$ cm) registradas nos 2 ha de um fragmento de floresta tropical primária, Reserva Mocambo-APEG, Belém (PA).

		Número de espécies (2ha)		
Dispersão natural		Total	Egressas	Ingressas
Abiótica				
• Autocórica	(A)	23 (13,7%)	7 (20,6%)	4 (17,4%)
• Hidrocórica	(H)	7 (4,2%)	1 (2,9%)	1 (4,3%)
• Anemocórica	(V)	11 (6,5%)	—	2 (8,7%)
Biótica				
• Zoocórica	(Z)	7 (4,2%)	1 (2,9%)	3 (13,0%)
Facultativa*	(F)	117 (69,6%)	24 (70,6%)	10 (43,5%)
Indeterminada **		3 (1,8%)	1 (2,9%)	1 (2,9%)
TOTAL		168	34	23

* Facultativa = autocórica/zoocórica.

** Espécie não identificada – somente a nível de gênero.

Estágio sucessional

Baseado nas características ecofisiológicas das espécies amostradas, em relação ao requerimento de luz nas diversas fases de crescimento, procedeu-se a compilação desta variável do Anexo 1 na Tabela 6. Nesta, os grupos 5 e 6 foram adaptados através da mescla

das características de dois dos quatro principais grupos ecológicos: Intolerante (pioneira e oportunista de clareira) e Tolerante (tolerante à sombra e reprodutora à sombra). A espécie do grupo ecológico adaptado Oportunista tolerante é *Goupia glabra* e a do Pioneira tolerante é *Tapirira guianensis*.

Tabela 6 - Distribuição das espécies amostradas, no período de 1956 a 1992, em relação à demanda de radiação solar do respectivo grupo ecológico, em 2 ha do fragmento de floresta tropical primária, na Reserva Mocambo-APEG, Belém (PA).

Grupo ecológico	Nº de espécies [DAP ≥ 10 cm]		
	Persistentes	Ingressas	Egressas
Pioneiras [PI]	0	3 [13,0%]	3 [8,8%]
Oportunista de clareira [OC]	12 [10,6%]	1 [4,3%]	10 [29,4%]
Tolerante à sombra [TS]	74 [65,5%]	15 [65,2%]	10 [29,4%]
Reprodutora à sombra [RS]	25 [22,1%]	4 [17,4%]	11 [32,4%]
Indeterminado	2 [1,8%]	0	0

Notas: PI: só sobrevive e reproduz em clareira, desaparecendo após o fechamento do dossel; OC: sobrevive e reproduz em condição de sombra, mas depende da clareira para germinar; TS: cresce na sombra até atingir o dossel, frutificando somente quando exposta ao sol; RS: completa todo o ciclo de vida em condição de sombra (sub-bosque).

DISCUSSÃO

Neste trabalho não serão discutidos os procedimentos metodológicos empregados tais como: colocação de prego no tronco à altura da medição do diâmetro, uso de fita métrica com aproximação máxima de 0,5 cm, determinação da altura de medição da CAP, pessoal envolvido nas medições do respectivo ano, entre outros.

Famílias botânicas

Não há uma proporcionalidade direta entre o número de espécies e famílias ao longo dos anos: ao maior número de famílias não corresponde necessariamente o maior número de espécies, como observado nos anos de 1960 e 1971 (Figura 2). Nos anos em que se registrou o menor número de espécies (1988 e 1992), se registrou também o menor número de espécies, como observado nos anos de 1960 e 1971 (Figura 2). Por outro lado, nos anos em que se registrou o menor número de espécies (1988 e 1992), também foi menor o número de famílias. Percebe-se-se que ao longo dos 36 anos, o número de famílias nunca superou o do ano inicial, no máximo, se igualou para a partir de 1984, inclusive, sistematicamente decair.

Leguminosae *lato sensu* é a família mais rica em espécies, mas não em número de indivíduos, no que prevalecem fortemente as Burseraceae e as Lecythidaceae (Tabela 2). O número de indivíduos entre 1956 e 1992, nos dois hectares, decaiu em 123 árvores, indicando ter havido clareiras nessa área (presença de espécies pioneiras como *Cecropia* sp., *Inga thibaudiana*, *Aparisthinium cordatum* e *Coccoloba latifolia*) não só devido à quedas ou mortes naturais, como também derrubadas causadas por temporais.

As únicas seis famílias (Burseraceae, Lauraceae, Myristicaceae, Ochnaceae, Sapotaceae e Sterculiaceae) que aumentaram a diversidade arbórea de 36 espécies (25%) em 1956, para 45 espécies (34%) em 1992, apresentaram um incremento positivo de uma espécie "nova" a cada quatro anos. Em oposição, as 16 famílias que diminuíram sua participação na diversidade arbórea passaram de 72 espécies (50%) em 1956, para 52 (39%) em 1992, ou seja, a cada 1,8 ano essas famílias perdiam uma espécie. Observa-se, então, que em 36 anos, as 16 famílias que empobreceram, em termos de diversidade, perderam 2,2 espécies cada, no mesmo período de tempo das seis que enriqueceram o ecossistema com uma espécie cada.



Cerca de 44% (20) das famílias, em termos de diversidade arbórea, ao longo de 36 anos mantiveram o número de espécies constante, podendo ser consideradas “estáticas”. Desta forma, pouco mais da metade é responsável pelo dinamismo: 7% (3 famílias) com número de espécies estável, 13% (6) com diversidade em crescimento e 36% (16) em declínio (Tabela 2). Mimosaceae e Chrysobalanaceae foram as famílias cujas espécies apresentaram o maior dinamismo negativo enquanto Myristicaceae o foi no sentido oposto.

As cinco famílias egressas do ecossistema durante os 36 anos demonstraram o empobrecimento da floresta em relação à composição florística. O ciclo de 7,2 anos para o desaparecimento de uma família certamente é muito curto. Talvez isto ocorra por se tratar de um pequeno fragmento florestal que muito provavelmente é bem mais vulnerável à extinção local que as florestas contínuas que ocupam grandes extensões.

A compensação a esta perda (empobrecimento) não é traduzida pelo ingresso (enriquecimento) de novas famílias que, como demonstrado, resultou no ganho de apenas uma única família (Ochnaceae), uma vez que a outra ingressada (Lacistemaceae) ficou, no máximo, 17 anos. Considerando-se os dois extremos do período de estudo, observa-se que o ciclo de ingresso de uma nova família foi de 18 anos. Percebe-se um desequilíbrio notável na biodiversidade arbórea do fragmento florestal: o prazo de egresso de uma família é 2,5 vezes superior ao de ingresso de outra.

Considerando-se que nos anos inicial e final haviam 43 e 40 famílias, respectivamente, e que cinco famílias saíram do ecossistema contra duas que entraram, têm-se uma perda líquida na diversidade de três famílias em 36 anos, ou seja, a cada 12 anos perdeu-se uma família no ecossistema.



Gêneros

O ciclo de egresso definitivo de um gênero, ao longo dos 36 anos, é de apenas 1,7 ano, enquanto o ciclo de ingresso é de 2,4 anos para cada gênero inédito. Assim, o prazo de ingresso é 41% superior ao do desaparecimento de um outro gênero.

A perda líquida de gêneros ao longo dos 36 anos, considerando os 21 que saíram definitivamente do ecossistema, contra os 15 que ingressaram foi de seis gêneros, o que equivale a dizer que a cada seis anos um gênero saiu da composição florística arbórea do fragmento florestal.

Espécies

Considerando-se que a floresta tropical deve estar em clímax, deverá apresentar um equilíbrio dinâmico, com variações locais que não a afetam como um todo. Segundo Beard (1946), em Trinidad-Tobago, desde o Mioceno, a flora deve ter sido quase a mesma de hoje.

Mesmo sem haver interferência do homem, esse é um equilíbrio dinâmico. Existem pequenas e contínuas variações, não só entre locais, como no próprio local. Certamente, no decorrer de séculos, há pequenas variações de clima e na abundância de dispersores das várias espécies de plantas da área. Novas espécies, variedades ou subespécies estão sempre se formando, num contínuo processo de evolução, ao lado de espécies que estão entrando em decadência, perdendo vitalidade em sua relação com o conjunto, e ainda outras que vão se tornando mais agressivas, dominando, conquistando e invadindo novas áreas.

Whitmore (1984 *apud* Carvalho 1999) afirma haver um balanceamento mais ou menos proporcional entre a mortalidade e o recrutamento em florestas climácicas. Em floresta primária de terra firme na Amazônia venezuelana, Uhl (1982) observou que a estrutura



era relativamente estável pois a mortalidade era balanceada com o recrutamento. Segundo Swaine *et al.* (1987), existe um balanço dinâmico em florestas primárias através da reposição contínua de novos indivíduos à medida que outras vão morrendo. Neste trabalho ficou evidenciado o contrário, ou seja, há um desequilíbrio entre o recrutamento e a mortalidade, favorável a esta, acarretando uma perda líquida de 3,42 indivíduos ano⁻¹. Provavelmente isto deva ser consequência da fragmentação da área.

Gomide (1999) demonstra que na floresta primária do Amapá, em 11 anos de estudos, houve uma evolução na classe arbórea (DAP ≥ 5 cm) com o acréscimo de 15 espécies e seis gêneros e o desaparecimento de uma família. Considerando também as subamotragens (DAP < 5 cm) observou um número de árvores mortas de 16 ha⁻¹ ano⁻¹ e um recrutamento de 19 ha⁻¹ ano⁻¹, acarretando um ganho líquido de c.a. 0,3%. Conclui que estes resultados demonstram que a floresta pode ser considerada climácica, apresentando um equilíbrio dinâmico – não estático. Salomão & Matos (1998), em 3 ha de um fragmento de 200 ha de floresta tropical primária, no nordeste da Amazônia, em Peixe-Boi (PA), observaram que no período de 1991 a 1997, houve um ingresso de 31 espécies contra 15 que saíram do ecossistema e um recrutamento médio de 9 árvores ha⁻¹. Opostamente, neste estudo, observou-se em 36 anos uma perda líquida de 3 famílias, 6 gêneros e 11 espécies (0,31 espécie ano⁻¹ ou 1 espécie a cada 3,3 anos) aliada a uma mortalidade média líquida de 9,06 árvores ano⁻¹ (DAP ≥ 10 cm). Tal fato corrobora aqueles observados por Pires & Prance (1977), na mesma área de estudo, por um período de 15 anos.

Manokaran & Kochummen (1987) demonstraram que as taxas de mortalidade e recrutamento diferiram nos primeiros anos, de um período de 34 anos, em uma floresta primária na Malásia, mas estiveram em equilíbrio nos últimos dez anos com o recrutamento



crecendo proporcionalmente à mortalidade. No fragmento da Reserva Mocambo, observou-se também exatamente o contrário: nos últimos dez anos, de um período de 36 anos, tanto a diversidade quanto a abundância apresentaram desequilíbrio com taxas decrescentes para ambas as variáveis.

As florestas neotropicais são de composição florística muito polimorfa (diversa), isto é, contém um grande número de espécies que na maioria são distribuídas na área com baixa densidade³, entretanto, algumas apresentam maior número de indivíduos por área. No geral, considerando-se o $DAP \geq 10$ cm, cerca de dez espécies irão contribuir com 50% ou mais da metade do total de indivíduos – espécies dominantes.

Estas espécies relativamente mais abundantes têm grande importância, e servem para a caracterização dos diferentes tipos de vegetação e o seu conjunto varia de local para local, mesmo quando a situação ecológica parece ser semelhante, e quando as distâncias entre as localidades são pequenas; em alguns casos, com 100 quilômetros de distância esta diferença já pode se evidenciar.

Existem certas espécies que chegaram a um alto grau de especialização para aproveitar condições novas que, de tempos em tempos, aparecem abruptamente, como as clareiras naturais causadas pela queda de grandes árvores, pelos temporais.

Carvalho *et al.* (1999) adverte que ‘a alta diversidade da floresta amazônica deveria ser analisada cuidadosamente por ocasião do

³ Como observado pelos autores, regra geral, com pouquíssimas exceções, as florestas de terra firme da Amazônia oriental apresentam em cada ha, c.a. $1/3$ do total das espécies com apenas um único indivíduo, considerando-se $DAP \geq 10$ cm; sob a ótica conservacionista, este fato é de extrema relevância.



planejamento de sistemas de manejo silvicultural, levando em consideração que algumas espécies comerciais que estão ficando raras e menos abundantes não serão mais exploradas, e a maioria das espécies mais abundantes não serão comerciais.'

Pires & Prance (1977), analisando 15,5 ha da vegetação florestal da APEG (5,7 ha de floresta de terra firme, 4,7 ha de floresta de igapó e 5,0 ha de floresta de várzea) encontraram um total de 342 espécies ($DAP \geq 9,55$ cm) e 224 destas ocorriam na mata de terra firme. Verificaram não haver nenhum tipo de estratificação como sugerido por Richards (1952), ausência de espécies dominantes e que, cerca de 5 a 15 espécies vão contribuir com 50% do número total de indivíduos, sendo estas então as espécies dominantes da área – fato também, muito importante na conservação das florestas amazônicas. Com relação à dinâmica ficou evidenciado um recrutamento muito baixo (0,7%) quando comparado com a mortalidade (1,6%) para um período de 15 anos de monitoramento (Carvalho *et al.* 1999); contrariamente ao observado por Lieberman & Liberman (1987) em La Selva, Costa Rica, que encontraram taxas iguais de recrutamento e mortalidade, num período de 13 anos, para indivíduos com $DAP \geq 10$ cm e, Carvalho *et al.* (1999), na Floresta Nacional do Tapajós (PA), que em oito anos de monitoramento da floresta primária, concluiu que o recrutamento e a mortalidade estavam levemente balanceadas.

Neste estudo, ficou evidenciado que 13 espécies foram as mais marcantes durante os 36 anos de monitoramento (Tabela 4) e que, dentre estas, apenas cinco apresentaram aumento da abundância. Uma reflexão mais detalhada deste comportamento permite visualizar que num dos extremos têm-se *Protium trifoliolatum* e *Vochysia guianensis* com decréscimo de 57% e 30%, enquanto noutro têm-se *Vouacapoua americana* e *Lecythis idatiuon* com incrementos de



74% e 31%, respectivamente. *Eschweilera coriacea* pode ser considerada como espécie típica deste fragmento pois foi a que apresentou a maior abundância relativa e absoluta durante os 36 anos de estudos, fato observado também por Gomide *et al.* (1999), em floresta primária no Amapá quando, em 1985 foi calculada uma abundância de 66 árvores ha⁻¹ (5,1%) e, em 1996, igual abundância absoluta com ligeira queda na relativa (4,9%).

Quanto mais as condições ambientais de uma floresta se afastam do normal e do ótimo, tanto mais pobre em espécies será o ecossistema e mais característica se tornará a vegetação, e poucas espécies irão ocorrer com grande número de indivíduos. Numa escala temporal, estas espécies tendem a dominar a comunidade vegetal, empobrecendo a composição florística, face à competição. Segundo a Teoria do Mosaico de Aubreville (*apud* Richards 1952), nas florestas pluviais a combinação de espécies dominantes em cada parcela de área não é fixa, nem no tempo e nem no espaço. Uma área ampla seria, portanto, uma combinação de mosaicos que se sucedem mais ou menos ciclicamente. Neste estudo, foi observado que nos primeiros dez anos (1956-1966), 12 espécies eram consideradas dominantes; de 1968 a 1971 este número caiu para 11 e, a partir de 1984, para dez espécies (Tabela 4). Este resultado, aliado ao empobrecimento florístico sistemático (perda líquida de famílias, gêneros e espécies), demonstram inequivocamente que neste fragmento a biodiversidade arbórea está se degenerando.

Dispersão natural

A área total da APEG, contendo as três reservas, pode ser considerada um fragmento florestal. Os 5,7 ha de floresta de terra firme, na Reserva Mocambo, formariam um pequeno fragmento onde em 35% da área foi desenvolvido este estudo. Tal fragmento encontra-se



localizado na mais populosa cidade da Amazônia, com 1.250 mil habitantes em 1991 (IBGE 1996), sob intensa pressão de caça e de coleta de frutos e sementes. Nesta condição, deve-se esperar que as espécies de frutos comestíveis pelo homem devam ter problemas de perpetuação, assim como aquelas que são dispersas por animais – passiva ou ativamente – sobretudo por aqueles cuja carne é cobiçada por caçadores. Algumas observações apontam uma taxa de 70%-80% de espécies arbóreas dispersas pela fauna (O.H. Knowles com. pess. 1992).

Neste estudo, das 168 espécies registradas desde 1956, já foi dito que 60 espécies (mais de $\frac{1}{3}$) ocorreram ou ocorrem com apenas um indivíduo, tendo 40 (67%), 17 (28%) e 3 (5%) destas espécies apresentado dispersão zoocórica, autocórica e anemocórica, respectivamente.

Observando-se os percentuais do total das espécies egressas e ingressas com dispersão natural abiótica (Tabela 5) nota-se que praticamente se assemelham, à exceção, talvez, das egressas autocóricas, cuja explicação pode estar na coleta seletiva de frutos e sementes. Já as espécies ingressas, provenientes da dispersão zoocórica e da facultativa, apresentam notáveis diferenças se comparadas com as demais. O fato dos ingressos por zoocoria terem triplicado de ocorrência, pode talvez ser atribuído aos morcegos que não são apreciados por caçadores, opostamente aos macacos, aves e pequenos mamíferos terrestres como pacas e cutias que o são; estas hipóteses talvez expliquem a redução das espécies ingressadas com dispersão facultativa.

Estágio sucessional

No trópico úmido, o principal fator na determinação do comportamento das espécies florestais é a radiação solar. Assim, a formação de clareiras irá influenciar fortemente na dinâmica da floresta, pois estas formam um mosaico de diferentes estágios de desenvolvimento,



possibilitando a sucessão natural das espécies, acarretando contínuas mudanças florísticas, fitossociológicas e estruturais da floresta, até que esta atinja um ponto de equilíbrio dinâmico – clímax – ou se degenere, desviando-se de suas qualidades primitivas.

A sucessão natural é um processo evolutivo lento, mediante o qual espécies vegetais substituem outras num dado lugar. A sucessão arbórea nas florestas tropicais foi muito bem sintetizada por Carvalho ao textualizar que: “A sucessão ocorre quando um grupo de espécies tolerantes à sombra substitui um grupo de espécies intolerantes. As espécies pioneiras crescem rápido após a criação de uma clareira e vão formar o dossel. Debaixo deste, se estabelecem as mudas de espécies tolerantes. Quando as espécies intolerantes começam a morrer, o dossel começa a se desfazer, as espécies tolerantes são liberadas e crescem como um segundo ciclo.” Carvalho (1999).

Neste trabalho ficou evidenciado que praticamente 83% do total das 168 espécies monitoradas ao longo de 36 anos são tolerantes à sombra, enquanto as demais dependem das clareiras. Conseqüentemente, o dinamismo da florística está concentrado maciçamente nestas espécies tolerantes – 83% nos ingressos e 62% nos egressos (Tabela 6).

A saída de 12 espécies não tolerantes (três pioneiras e nove oportunistas de clareira) demonstra que a(s) clareira(s) que as favoreceram fechou(aram) o dossel e/ou que a longevidade dessas espécies é curta. Por outro lado, o baixo percentual de ingressos das não-tolerantes demonstra que houve abertura de pouca(s) e pequena(s) clareira(s) ao longo dos 36 anos.

O fato de não se ter observado nenhuma ‘pioneira persistente’ demonstra que talvez estas espécies tenham ciclo de vida entre 30-50 anos. Carvalho (1999), na Flona Tapajós, em floresta primária, observou que tanto a taxa de mortalidade como a de recrutamento foram



mais altas nas espécies tolerantes do que nas intolerantes, corroborando com os resultados observados neste trabalho.

Considerações complementares

Outros fatores que devem ser levados em consideração em estudos dessa natureza (dinâmica de florestas tropicais) são: (i) o tamanho da área e da amostra (as unidades amostrais que compõem a amostra podem não representar a composição florística da área); (ii) a condição da área (se fragmentada ou contínua) e, (iii) o grau de antropismo da área.

Não se pode deixar de levar em consideração que o conceito de intocabilidade de uma área é muito relativo. Basta que se trate de uma área pequena ou que ela se situe próxima de outras áreas que são perturbadas para que sofra sérias conseqüências. A distribuição dos animais vai ser fatalmente afetada, tanto os 'prejudiciais' como os úteis para a floresta, dentre eles os polinizadores e os dispersores de sementes; as clareiras vizinhas poderão afetar o clima e as barreiras que protegem contra os ventos capazes de causar derrubadas. Na situação atual de dispersão da população humana, poucas áreas no mundo poderão, a rigor, ser consideradas intocadas.

CONCLUSÃO

Considerando-se que ao longo de 36 anos a dinâmica da diversidade florística demonstrou que:

- o número de famílias, de gêneros, de espécies e de indivíduos nunca superou o do ano inicial, apresentando declínio sistemático medição após medição;
- em 1992, quase a metade das espécies persistentes no ecossistema desde 1956 apresentaram declínio da abundância e que



27 das 34 espécies que saíram do ecossistema ocorriam com um único indivíduo;

- os prazos de ingresso de uma família, um gênero e uma espécie são sempre superiores ao de egresso desses referidos *taxa*, implicando uma extinção local ou perda líquida de três famílias, seis gêneros e 11 espécies no período analisado;
- a taxa de mortalidade é sistemática e constantemente superior a de recrutamento, acarretando uma mortalidade média líquida de 9,1 árvores ano⁻¹;
- a pressão de uma metrópole com mais de 1,25 milhão de habitantes sobre o fragmento florestal, situado em sua área geográfica central, é muito forte em relação aos recursos bioecológicos e físicos;

conclui-se que no fragmento de floresta tropical primária da Reserva Mocambo-APEG, o ecossistema está se degenerando tanto na biodiversidade quanto na estrutura do estrato arbóreo, ou seja, a comunidade biológica (floresta) não se encontra no estágio clímax, pois está sofrendo mudanças direcionais em decorrência das condições ambientais não permanecerem relativamente estáveis. Urge que se tomem providências no sentido de garantir a estabilização desse fragmento florestal. As medidas a serem adotadas têm que ser implantadas na maior brevidade possível, sob pena da degeneração constatada tornar-se irreversível.

AGRADECIMENTOS

Ao mestrando em Ciências Florestais, Aires Henriques de Matos e ao botânico Nelson de Araújo Rosa pela prestimosa ajuda e sugestões a este trabalho.



REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AUBRÉVILLE, A. 1938. La foret coloniale: les forets de l'Afrique occidentale française. *Ann. Acad. Sci. Colon.*, Paris, 9:1-245.
- BEARD, J.S. 1946. *The natural vegetation of Trinidad*. Oxford Forestry. Mem. 20.
- CARVALHO, J.O.P.; LOPES, J.M.A. & SILVA, J.N.M. 1999. Dinâmica da diversidade de espécies em uma floresta de terra firme na Amazônia brasileira relacionada à intensidade de exploração. SIMPÓSIO SILVICULTURA NA AMAZÔNIA ORIENTAL: CONTRIBUIÇÕES DO PROJETO EMBRAPA/DFID. Resumos Expandidos. Belém, EMBRAPA-DFID:167-73.
- CARVALHO, J.O.P. 1999. Dinâmica de florestas naturais e sua importância para o manejo florestal. SIMPÓSIO SILVICULTURA NA AMAZÔNIA ORIENTAL: CONTRIBUIÇÕES DO PROJETO EMBRAPA/DFID. Resumos Expandidos. Belém, EMBRAPA-DFID:174-9.
- CONDIT, R.; HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1992. Short-term dynamics of a neotropical forest. *BioScience*, 42(11):822-8.
- CONDIT, R.; HUBBELL, S.P.; LAFRANKIE, J.V.; SUKUMAR, R.; MANKARAN, M.; FOSTER, R.B. & ASHTON, P. 1996. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50 ha plots. *J. Ecol.* 84:549-62.
- IBGE. 1997. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Rio de Janeiro. *Anu. Estat. Bras.*, 56p.
- GOMIDE, G.L.A.; SILVA, J.N.M. & SANQUETTA, C.R. 1999. Crecimiento y dinámica de un bosque tropical primario en la región amazónica, Brasil. SIMPÓSIO SILVICULTURA NA AMAZÔNIA ORIENTAL: CONTRIBUIÇÕES DO PROJETO EMBRAPA/DFID. Resumos Expandidos. Belém, EMBRAPA-DFID: 203-206.
- GOMIDE, G.L.A. 1999. Estrutura e dinâmica de crescimento de florestas tropicais primária e secundária no Estado do Amapá. SIMPÓSIO SILVICULTURA NA AMAZÔNIA ORIENTAL: CONTRIBUIÇÕES DO PROJETO EMBRAPA/DFID. Resumos Expandidos. Belém, EMBRAPA-DFID:195-202.
- JARDIM, F.C.S. 1990. Mortalidade e crescimento na floresta equatorial de terra firme. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi, sér. Bot.* 6(2):227-234.
- LIEBERMAN, D. & LIEBERMAN, M. 1987. Forest tree growth dynamics at La Selva Costa Rica (1969-1982). *J. Trop. Ecol.*, 3:347-358.

- MANOKARAN, N. & KOCHUMMEN, K.M. 1987. Recruitment, growth and mortality of tree species in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. *J. Trop. Ecol.*, 3: 315-330.
- MORAES, V.H.F. 1970. Periodicidade de crescimento do tronco em árvores da floresta amazônica. *Pesq. Agropec. Bras.* 5: 315-320.
- OLIVEIRA, A.A. 1997. *Diversidade, estrutura e dinâmica do componente arbóreo de uma floresta de terra firme de Manaus*. São Paulo, Universidade de São Paulo, 156p. Tese doutorado.
- PHILLIPS, O.L. & GENTRY, A.H. 1994. Increasing turnover through time in tropical forests. *Science*. 263:954-8.
- PIRES, J.M. & MORAES, V.H.F. 1966. *Composição da mata de terra firme da Reserva Mocambo*. Relatório Anual. Belém, Instituto de Pesquisa e Experimentação Agropecuária do Norte, 57p.
- PIRES, J.M.P. 1976. Aspectos ecológicos da floresta amazônica. CONGRESSO BRASILEIRO DE FLORESTAS TROPICAIS, 2. Anais. Mossoró, Coleção Mossoroense, 65: 235-287.
- PIRES, J.M. & PRNCE, G.T. 1977. The amazon forest: a natural heritage to be preserved. In: PRANCE, G.T. & ELIAS, T.S. (eds.). *Extinction is forever*. New York, The New York Botanical Garden, p.183-220.
- PUTZ, F.R. & MILTON, K. 1985 Tree mortality rate on Barro Colorado Island. In: LEIGH Jr., E.G.; RAND, A.S. & WINDSOR, D.M. (eds.). *The ecology of a tropical forest*. Washington, Smithsonian Institution Press, p.95-100.
- RANKIN-DE-MERONA, J.M.; HUTCHINGS, R.W. & LOVEJOY, T.E. 1990. Tree mortality and recruitment over a five-year period in the undisturbed upland rainforest of the Central Amazon. In: GENTRY, A.H. (ed). *Four Neotropical Forests*. New Haven, Yale University Press, p.573-584.
- RANKIN-DE-MERONA, J.M.; PRANCE, G.T.; HUTCHINGS, R.W.; SILVA, M.F.; RODRIGUES, W.A. & UEHLING, M.E. 1992. Preliminar results of a large-escale tree inventory of upland rain forest in the Central Amazon. *Acta Amazon.* 22(4):493-534.
- RICHARDS, P.W. 1952. *The tropical rain forest, an ecological study*. London, Cambridge University Press, p.40-53.
- SALOMÃO, R.P.; SILVA, M.F.F. & ROSA, N.A. 1988. Inventário ecológico em floresta pluvial tropical de terra firme, Serra Norte, Carajás, Pará. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi, sér. Bot.*, 4(1):1-46.



- SALOMÃO, R.P. 1990. Uso de parcelas permanentes para estudo da vegetação florestal. I. Município de Marabá, Pará. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi, sér. Bot.*, 7(2): 543-604.
- SALOMÃO, R.P. & MATOS, A.H. 1998. Avaliação preliminar da dinâmica de um fragmento de floresta tropical primária densa na Amazônia oriental, Peixe-Boi, Pará. CONGRESSO DE ECOLOGIA DO BRASIL, 4. Resumos. Belém: 412-413.
- SUDAM-Superintendência do Desenvolvimento da Amazônia. 1984. *Projeto de Hidrologia e Climatologia da Amazônia. Atlas Climatológico da Amazônia Brasileira*. Belém (Publicação, 39).
- SWAINE, M.D.; LIEBERMAN, D. & PUTZ, F.E. 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *J. Trop. Ecol.*, 3:259-66.
- UHL, C. 1982. Tree dynamics in a species rich tierra firme forest in Amazonia, Venezuela. *Acta Cient. Venez.*, 33:72-77.
- VEILLON, J.P.; KONRAD, V.W. & GARCIA, N. 1976. Estudio de la masa forestal y su dinamismo en parcelas de diferentes tipos ecológicos de bosques naturales de las tierras bajas venezolanas. *Rev. For. Venez.*, 19(26):73-106.
- WHITMORE, T.C. 1984. *Tropical rain forest of the for east*. 2 ed. Oxford, Charedon.
- WHITMORE, T.C. 1989 .Guidelines to avoid remeasurement problems in permanent sample plots in tropical rain forests. *Biotropica*, 21(3):282-283.
- WORBES, M.; KLINGE, H.; REVILLA, J.D. & MARTIUS, C. 1992. On the dynamics, floristic subdivision and geographical distribution of várzea forest in central Amazônia. *J. Veg. Sci.*, 3:553-564.

Recebido em: 16.08.00

Aprovado em: 28.09.00





ANEXO 1

Dinâmica da abundância das espécies arbóreas com respectiva forma de dispersão natural, em 2 ha de um fragmento de floresta tropical primária densa, no período entre 1956 e 1992, na Reserva Mocambo-APEG, Belém (PA).

Espécie 1	Autor	Família	Nome popular	Est. SUC. ²	Disp. NAT ³	Mensurações (anos)								
						1956	1958	1960	1966	1968	1971	1984	1988	1992
1. <i>Abarema jupunba</i>	(Willd.) Urb.	Mimosaceae	Saboeiro	TS	F	7	7	7	7	7	5	4	3	3
2. <i>Alchorneopsis trimera</i>	Lanj.	Euphorbiaceae	Canelarana	TS	A							1	1	1
3. <i>Ambelania acida</i>	Aubl.	Apocynaceae	Pepino-do-mato	RS	Z	2	2	2	2	2	2	2	3	2
4. <i>Anacardium giganteum</i>	Hanc. ex. Engl.	Anacardiaceae	Cajuaçu	TS	A	8	8	8	8	8	7	5	5	5
5. <i>Andira retusa</i>	H.B.K.	Fabaceae	Uxi-de-morcego	TS	F	1	1	1	1	1	1	1	1	1
6. <i>Aniba burchellii</i>	Kosterm.	Lauraceae	Louro	TS	F	2	2	2	3	3	3	3	2	2
7. <i>Annona tenuipes</i>	R.E. Fries	Annonaceae	Ata-brava	TS	F	1	1	1	1	1	1			
8. <i>Aparisthmium cordatum</i>	(Juss.) Baill.	Euphorbiaceae	Uvarana	PI	A	1	1							
9. <i>Apeiba echinata</i>	Gaertn.	Tiliaceae	Pente-de-macaco	OC	F	1	1	1	1	1	1	1	1	1
10. <i>Aspidosperma desmanthum</i>	Benth. ex. M. Arg.	Apocynaceae	Araracanga-preta	TS	V	3	3	3	2	2	2	1	1	1
11. <i>Aspidosperma verruculosum</i>	M. Arg.	Apocynaceae	Araracanga	TS	V	1	1	1	1	1	1	1	1	1
12. <i>Brosimum rubescens</i>	Taub.	Moraceae	Muirapiranga	TS	F	1	1	1	1	2	2	2	2	2
13. <i>Carapa guianensis</i>	Aubl.	Meliaceae	Andiroba	TS	A/H	1	1	1	2	2	2	2	2	1
14. <i>Caryocar glabrum</i>	(Aubl.) Pers.	Caryocaraceae	Piquiarana	TS	F	4	4	4	4	4	4	3	3	3
15. <i>Caryocar villosum</i>	(Aubl.) Pers.	Caryocaraceae	Piquiá	OC	F	3	3	2	2	2	2	4	4	4
16. <i>Cecropia obtusa</i>	Trecul.	Cecropiaceae	Embaúba branca	OC	F	1	1	1						
17. <i>Cecropia sp.</i>		Cecropiaceae	Embaúba	PI								1	6	5
18. <i>Cheilocladium cognatum</i>	(Miers.) A.C. Smith	Hippocrateaceae	Grão-de-guariba	RS	F	4	3	3	3	3	3			
19. <i>Chimarrhis turbinata</i>	DC.	Rubiaceae	Pau-de-remo	TS	V/A	7	7	7	7	7	7	6	6	6
20. <i>Coccoloba latifolia</i>	Lam.	Polygonaceae	Pajeú	PI	F	1	1	1	1	1	1			

Dinâmica da abundância das espécies arbóreas com respectiva forma de dispersão natural, em 2 ha de um fragmento de floresta tropical primária densa, no período entre 1956 e 1992, na Reserva Mocambo-APEG, Belém (PA). (continuação)

Espécie 1	Autor	Família	Nome popular	Est. SUC. ²	Disp. NAT ³	Mensurações (anos)								
						1956	1958	1960	1966	1968	1971	1984	1988	1992
21. <i>Conceveiba guianensis</i>	Aubl.	Euphorbiaceae	Arraieira	RS	A	1	1	1	2	3	2	4	4	5
22. <i>Cordia scabrida</i>	Mart.	Boraginaceae	Freijó-branco	TS	F ¹	1	1	1	1	1	1	1	1	1
23. <i>Couepia leptostachya</i>	Benth. ex. Hook	Chrysobalanaceae	Macucu	TS	F	7	7	6	10	10	8	8	8	8
24. <i>Couratari guianensis</i>	Aubl.	Lecythidaceae	Tauari	TS	V	1	1	1	1	1	1	1	1	1
25. <i>Crepidospermum guianensis</i>	Triana & Planch.	Burseraceae	Breu serrilhado	TS	F						1	1	1	1
26. <i>Crudia oblonga</i>	Benth.	Caesalpiniaceae	Rim-de-paca	TS	A/H	3	2	2	2	2	2	2	2	2
27. <i>Dacryodes belemensis</i>	Cuatr.	Burseraceae	Breu-pitomba		F	2	2	2	2	2	2	2	2	1
28. <i>Dendrobania boliviana</i>	Rusby.	Icacinaeae	Marirana bengue	TS	F	8	8	8	11	11	11	11	10	10
29. <i>Dialium guianense</i>	(Aubl.) Sandw.	Caesalpiniaceae	Jutaí-pororoca	TS	F	3	3	3	3	3	3	3	3	3
30. <i>Diospyros melinonii</i>	(Hiern) A.C.Smith.	Ebenaceae	Caqui folha branca	RS	F	2	1	1	1	1	1	1	1	1
31. <i>Diptotropis purpurea</i>	(Rich.) Amsh.	Fabaceae	Sucupira preta	TS	V							1	1	2
32. <i>Dipteryx odorata</i>	Aubl.	Fabaceae	Cumarú	TS	F	1	1	1	1	1	1	1	1	1
33. <i>Elaeoloma robusta</i>		Sapotaceae	Abiurana	TS	F	3	3	3	2	2	2	2	2	2
34. <i>Elvasia elvasioides</i>	Gilg.	Ochnaceae	Falso-pau-de-cobra	RS	F							1	1	1
35. <i>Emmotum fagifolium</i>	Desv.	Icacinaeae	Muiraximbé	TS	F	2	2	2	2	1				
36. <i>Euterolobium schomburgkii</i>	Benth.	Mimosaceae	Orelha-de-negro	OC	F	1	1	1	1	1	1	1	1	
37. <i>Eschweilera apiculata</i>	(Miers.) A.C.Smith.	Lecythidaceae	Matamatá-ripeiro	TS	A	12	11	11	10	10	10	8	8	8
38. <i>Eschweilera coriacea</i>	Mart. ex. Berg.	Lecythidaceae	Matamatá-branco	TS	A	104	103	102	106	103	106	117	116	117
39. <i>Eschweilera pauciculata</i>	Miers.	Lecythidaceae	Matamatá	TS	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1
40. <i>Eugenia coffeaeifolia</i>	Berg.	Myrtaceae	Pau-aranha	RS	F	1	1	1						
41. <i>Eugenia patrisii</i>	Vahl.	Myrtaceae	Fruta-de-jaboti	RS	F	1	1	1	1	1	1	1	1	1
42. <i>Eugenia spruceana</i>	Berg.	Myrtaceae	Goiabinha	RS	F	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Dinâmica da abundância das espécies arbóreas com respectiva forma de dispersão natural, em 2 ha de um fragmento de floresta tropical primária densa, no período entre 1956 e 1992, na Reserva Mocambo-APEG, Belém (PA). (continuação)

Espécie 1	Autor	Família	Nome popular	Est. SUC. ²	Disp. NAT ³	Mensurações (anos)									
						1956	1958	1960	1966	1968	1971	1984	1988	1992	
43. <i>Franchetella anibiifolia</i>	(A.C.Smith.) Aubr.	Sapotaceae	Abiu vermelho	TS	Z							1	1	1	
44. <i>Franchetella cladantha</i>	(Sandw.) Aubr.	Sapotaceae	Abiurana	TS	F	4	4	4	5	5	5	6	6	6	
45. <i>Franchetella virescens</i>	(Baehni) Pires	Sapotaceae	Abiurana	TS	F	8	8	6	6	5	5	5	5	5	
46. <i>Goupia glabra</i>	Aubl.	Celastraceae	Cupiúba	OC	F	21	21	21	20	17	16	14	14	10	
47. <i>Guatteria longicuspis</i>	R.E.Fries	Annonaceae	Envira	OC	F	1	1	1	1	1	1				
48. <i>Gustavia augusta</i>	L.	Lecythidaceae	Geniparana	RS	A	1	1	1							
49. <i>Hebeptalum humirifolium</i>	(Planch.) Benth.	Linaceae	Humiri branco	TS	F	3	3	3	3	3	3	3	3	3	
50. <i>Helicostylis pedunculata</i>	R. Ben.	Moraceae	Muiratinga mão-de-gato	TS	F	8	8	8	7	7	8	7	7	7	
51. <i>Helicostylis tomentosa</i>	(P.ex. E.) Rusby.	Moraceae	Mão-de-gato	TS	F	1	1	1	1	1	2	2	2	2	
52. <i>Hevea brasiliensis</i>	M. Arg.	Euphorbiaceae	Seringueira	TS	A	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
53. <i>Hirtella caudata</i>	Kleinh.	Chrysobalanaceae	Cariperana	RS	Z	1									
54. <i>Humiriastrum excelsum</i>	(Ducke) Cuatr.	Humiriaceae	Uxi-coroa	OC	F	2	2	2	2	1	1				
55. <i>Hymenaea oblongifolia</i>	Huber	Caesalpiniaceae	Jutaí-da-várzea	TS	F	1	1	1							
56. <i>Inga alba</i>	(Sw.) Willd.	Mimosaceae	Ingá-xixi	TS	F	1	1	1	1	2	3	2	2	3	
57. <i>Inga cayennensis</i>	Benth.	Mimosaceae	Ingá-peludo	TS	F	1	2	2	1	1	1	1	1	1	
58. <i>Inga crassifolia</i>	Ducke	Mimosaceae	Ingá-do-mato	TS	F	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
59. <i>Inga myriantha</i>	Poepp.	Mimosaceae		RS	F	1	1	1	1						
60. <i>Inga thibaudiana</i>	DC.	Mimosaceae	Ingá-roceiro	PI	Z								1	1	
61. <i>Iryanthera juruensis</i>	Warb.	Myristicaceae	Ucuubarana	RS	F	27	27	26	27	27	26	26	24	24	
62. <i>Iryanthera paraensis</i>	Huber	Myristicaceae	Ucuubarana pequena	RS	F	9	9	8	8	8	8	7	7	9	
63. <i>Iryanthera sagotiana</i>	(Benth.) Warb.	Myristicaceae	Ucuubarana	RS	F		1	1	1	1	1	1	1	1	
64. <i>Lacistema sp</i>		Lacistemaceae		PI							1	1			

Dinâmica da abundância das espécies arbóreas com respectiva forma de dispersão natural, em 2 ha de um fragmento de floresta tropical primária densa, no período entre 1956 e 1992, na Reserva Mocambo-APEG, Belém (PA). (continuação)

Espécie 1	Autor	Família	Nome popular	Est. SUC. ²	Disp. NAT ³	Mensurações (anos)								
						1956	1958	1960	1966	1968	1971	1984	1988	1992
65. <i>Lacmuela aculeata</i>	(Ducke) Monachino	Apocynaceae	Pau-de-colher	RS	F	2	2	2	2	2	2	1	1	1
66. <i>Laetia procera</i>	(Poepp. et Engl.) Eichl.	Flacourtiaceae	Pau-jacaré	OC	F	1	1	1						
67. <i>Lecythis idatinoum</i>	Aubl.	Lecythidaceae	Jatereua	TS	F	58	58	57	66	67	73	75	76	76
68. <i>Lecythis pisonis</i>	Cambess.	Lecythidaceae	Sapucaia	OC	F	2	2	2	2	2	2	2	2	2
69. <i>Licania apetala</i>	(E. Mey) Fritsch	Chrysobalanaceae	Caripé-torrado	TS	F	1	1	1	1	1	1	1	1	1
70. <i>Licania guianensis</i>	(Aubl.) Griseb.	Chrysobalanaceae	Cariperana	TS	F	3	3	3	5	6	6	6	6	7
71. <i>Licania heteromorpha</i>	Fritsch.	Chrysobalanaceae	Macucu-de-sangue	TS	F	3	3	3	2	2	2	1	1	1
72. <i>Licania incana</i>	Aubl.	Chrysobalanaceae	Cariperana	TS	F	1	1	1	1	1	1	1	1	1
73. <i>Licania longistyla</i>	Fritsch.	Chrysobalanaceae	Cariperana-torrada	TS	A	1	1							
74. <i>Licania macrophylla</i>	Benth.	Chrysobalanaceae	Anoirá	TS	A/H	5	5	5	6	6	5	4	4	4
75. <i>Licania membracea</i>	Sagot. ex Lancess.	Chrysobalanaceae	Cariperana-amarela	TS	F	1	1	1	1	1	1	1	2	2
76. <i>Licania micrantha</i>	Miq.	Chrysobalanaceae		TS	F				1	1	1	1		
77. <i>Licania paniculata</i>	Fansh. & Maguire	Chrysobalanaceae		TS	F	1	1	1	1	1	1	1	1	1
78. <i>Licaria amara</i>	(Schomb.) Koster.	Lauraceae	Louro	TS	F	1	1	1	1	1	1	1	1	1
79. <i>Manilkara huberi</i>	Standley	Sapotaceae	Maçaranduba	TS	F	5	5	4	4	4	4	4	4	4
80. <i>Maprounea guianensis</i>	Aubl.	Euphorbiaceae	Caxixa	OC	A	1	1	1	1	1				
81. <i>Mezilaurns itauba</i>	(Meiss.) Mez.	Lauraceae	Itaúba	TS	F							1	1	1
82. <i>Miconia cuspidata</i>	Naud.	Melastomataceae		OC	F	1	1	1						
83. <i>Micropholis acutangula</i>	Ducke	Sapotaceae	Abiu-quadrado	RS	F	15	16	16	15	16	17	18	18	19
84. <i>Micropholis guianensis</i>	(A. DC.) Pierre	Sapotaceae	Mangabarana	TS	F	5	5	5	5	5	4	4	4	4
85. <i>Micropholis venulosa</i>	Pierre	Sapotaceae	Abiu-mangabinha	TS	F	2	2	2	1	1	2	2	2	3
86. <i>Miuquartia guianensis</i>	Aubl.	Oleaceae	Acariquara	TS	F	3	3	3	2	2	2	2	2	2

Dinâmica da abundância das espécies arbóreas com respectiva forma de dispersão natural, em 2 ha de um fragmento de floresta tropical primária densa, no período entre 1956 e 1992, na Reserva Mocambo-APEG, Belém (PA). (continuação)

Espécie 1	Autor	Família	Nome popular	Est. SUC. ²	Disp. NAT ³	Mensurações (anos)								
						1956	1958	1960	1966	1968	1971	1984	1988	1992
87. <i>Mouriri huberi</i>	Cogn.	Melastomataceae	Mirauba	RS	F	1	1	1	1	1	1	1	1	1
88. <i>Monriri sagotiana</i>	Triana	Melastomataceae	Mirauba-folha-miuda	RS	F	4	4	3	6	6	6	6	6	6
89. <i>Myrtilma eugeniifolia</i>		Sapotaceae	Abiu-farinha-seca	TS	F							1	1	1
90. <i>Neea glomerata</i>		Nyctaginaceae	João-mole	RS	F	1	1	1	1	1	1	2	2	1
91. <i>Newtonia psilostachya</i>	(DC.) Brenan	Mimosaceae	Timborana-grande	TS	A	11	12	12	11	10	10	10	11	11
92. <i>Newtonia snaveolens</i>	(Miq.) Brenan	Mimosaceae	Timborana-f.-miuda	TS	A	4	4	4	3	3	2	3	3	3
93. <i>Ocotea petalanthura</i>	(Meiss.) Mez.	Lauraceae	Louro	TS	F	1	2	2	2	2	2	1	1	1
94. <i>Ocotea rubra</i>	Mez.	Lauraceae	Louro-vermelho	TS	F	2	2	2	2	2	2	2	2	2
95. <i>Oenocarpus distichus</i>	Mart.	Arecaceae	Bacaba	TS	F	2	2	1	1	1	1	1		
96. <i>Ormosia flava</i>	(Ducke) Radd.	Fabaceae	Tento preto	TS	F	1	1	1						
97. <i>Ormosia nobilis</i>	Tul.	Fabaceae	Tento-folha-grande	TS	F	1	1			1	1	1	1	
98. <i>Ormosia paraensis</i>	Ducke	Fabaceae	Tento	TS	F	1	1	1						
99. <i>Osteophloeum platyspermum</i>	Warb.	Myristicaceae	Ucuúba-chorana	TS	F	9	9	9	8	8	8	10	9	10
100. <i>Parahancornia amapa</i>	Ducke	Apocynaceae	Amapá	TS	F	5	6	6	5	5	5	4	4	4
101. <i>Parkia gigantocarpa</i>	Ducke	Mimosaceae	Coré-grande	OC	A	1	1	1	1	1				
102. <i>Parkia pendula</i>	Benth.	Mimosaceae	Visgueiro	TS	F	3	3	3	3	3	3	3	3	3
103. <i>Paypayrola grandiflora</i>	Tul.	Violaceae		RS	F	2	2	2	3	4	3	2	3	3
104. <i>Pentaclethra macroloba</i>	O. Ktze.	Mimosaceae	Pracaxi	RS	A/H	1	1	1	2	2	1			
105. <i>Marmaroxylum racemosum</i>	Ducke	Mimosaceae	Angelim-rajado	TS	F									1
106. <i>Planchonella guianensis</i>	Royen.	Sapotaceae	Abiurana	TS	F	1	1	1	1	1	1	1		
107. <i>Priurella priurii</i>	(A.DC.) Aubr.	Sapotaceae	Abiu-mocambi	OC	F	4	5	5	5	5	7	6	6	6
108. <i>Pogonophora schomburgkiana</i>	Miers.	Euphorbiaceae	Aracapuri	RS	A	1	1	1	1	1	1	1		

Dinâmica da abundância das espécies arbóreas com respectiva forma de dispersão natural, em 2 ha de um fragmento de floresta tropical primária densa, no período entre 1956 e 1992, na Reserva Mocambo-APEG, Belém (PA). (continuação)

Espécie 1	Autor	Família	Nome popular	Est. SUC. ²	Disp. NAT ³	Mensurações (anos)								
						1956	1958	1960	1966	1968	1971	1984	1988	1992
109. <i>Poraqueiba guianensis</i>	Aubl.	Icacinaceae	Umarirana	TS	F	12	12	12	12	11	10	8	7	7
110. <i>Pourouma melinouii</i>	R. Ben.	Cecropiaceae	Imbaubarana	TS	F						1	2	2	2
111. <i>Pourouma paraensis</i>	Huber	Cecropiaceae	Imbaubarana	TS	F	7	6	6	6	6	5	4	4	4
112. <i>Pourouma velutina</i>	Mart. ex Miq.	Cecropiaceae	Imbaubarana f. peluda	RS	F	4	3	3	1	1	1			
113. <i>Pouteria caimito</i>	Monaehino	Sapotaceae	Abiu	TS	F								1	1
114. <i>Pouteria glomerata</i>	(Miq.) Radlk.	Sapotaceae	Abiurana	TS	F	1	1	1	1	1	1	1	1	1
115. <i>Pouteria guianensis</i>	Aubl.	Sapotaceae	Abiu-branco	TS	F	2	2	2	2	2	2	2	3	2
116. <i>Pouteria lasiocarpa</i>	Eyma.	Sapotaceae	Abiu-seco	TS	F	13	13	12	13	12	12	12	13	14
117. <i>Protium altisoni</i>	Sandw.	Burseraceae	Breu-mescla	TS	F	25	27	26	23	25	24	22	21	19
118. <i>Protium aracouchini</i>	(Aubl.) March.	Burseraceae	Breuzinho	RS	F	5	5	5	7	6	6	3	3	3
119. <i>Protium decaudrum</i>	(Aubl.) March.	Burseraceae	Breu-vermelho	TS	F	17	17	16	15	15	16	11	11	10
120. <i>Protium pallidum</i>	Cuatr.	Burseraceae	Breu-branco	TS	F	14	13	13	12	10	8	6	6	8
121. <i>Protium pillosum</i>	(Cuatr.) Daly	Burseraceae	Breuí	RS	F	2	3	3	4	3	5	6	4	4
122. <i>Protium poeppigianum</i>	Swart.	Burseraceae	Breu-grande	TS	F	1	1	1	1	1	1	1	1	1
123. <i>Protium polybotrium</i>	(Turcz.) Engl.	Burseraceae	Breu-duro	TS	F	13	13	13	11	11	10	5	6	5
124. <i>Protium sagotianum</i>	March.	Burseraceae	Breu-inhambu	TS	F	2	2	2	2	2	1	1	1	1
125. <i>Protium spruceanum</i>	(Benth.) Engl.	Burseraceae	Breu-resina	TS	F	23	23	22	20	20	20	13	12	7
126. <i>Protium subserratum</i>	Engl.	Burseraceae	Breu-tatapiririca	TS	F	11	11	11	11	9	8	5	5	4
127. <i>Protium trifoliolatum</i>	Engl.	Burseraceae	Breu-trifoliolado	RS	F	77	76	72	66	65	62	38	35	33
128. <i>Pseudolmedia murure</i>	(P. & E.) Rusby	Moraceae	Mururé	TS	F	4	4	2	2	2	2	2	2	2
129. <i>Ptychopetalum olacoides</i>	Benth.	Olacaceae	Muirapuama	TS	F	9	9	8	8	8	8	5	5	5
130. <i>Qualea albiflora</i>	Warm.	Vochysiaceae	Mandioqueira-lisa	TS	V	7	7	7	6	5	4	5	5	5



Dinâmica da abundância das espécies arbóreas com respectiva forma de dispersão natural, em 2 ha de um fragmento de floresta tropical primária densa, no período entre 1956 e 1992, na Reserva Mocambo-APEG, Belém (PA). (continuação)

Espécie 1	Autor	Família	Nome popular	Est. SUC. ²	Disp. NAT ³	Mensurações (anos)								
						1956	1958	1960	1966	1968	1971	1984	1988	1992
131. <i>Rheedia brasiliensis</i>	Mart.	Clusiaceae	Bacurirana	RS	F	1	1	1	2	2	2	2	2	2
132. <i>Rinorea flavescens</i>	(Kuntze.) Aubl	Violaceae	Canela-de-jacamim	RS	A	1	2	2	2	3	3	2	2	3
133. <i>Saccoglottis guianensis</i>	Ducke	Humiriaceae	Uxirana	OC	F	1	1	1	1	1				
134. <i>Sagotia racemosa</i>	Baill.	Euphorbiaceae	Arataciú	RS	A				1	1	1	1	1	1
135. <i>Schefflera morototoni</i>	(Aubl.) D. & Pl.	Araliaceae	Morototó	OC	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1
136. <i>Sclerolobium guianense</i>	Sandwith.	Caesalpiniaceae	Tachi-branco	OC	V				1	1	1	3	3	3
137. <i>Siparuna cuspidata</i>	(Tul.) A. DC.	Monimiaceae	Capitiú	RS	F	1	1	1	1	1	1	1	1	2
138. <i>Sloanea brachytetala</i>	Ducke	Elaeocarpaceae	Urucurana	TS	F				1	1	1	1	1	1
139. <i>Sloanea guianensis</i>	Benth.	Elaeocarpaceae	Urucurana-f.-miuda	RS	F	2	2	2	2	2	2			
140. <i>Socratea exorrhiza</i>	Drude	Arecaceae	Paxiuba	TS	A							3	3	3
141. <i>Sterculia elata</i>	Ducke	Sterculiaceae	Tacazeira	TS	A						2	2	2	2
142. <i>Sterculia pruriens</i>	(Aubl.) Schumb.	Sterculiaceae	Castanha-de-periquito	TS	A	10	9	8	6	6	6	5	5	6
143. <i>Swartzia brachyrachis</i>	Harms.	Caesalpiniaceae	Pacapeuá-f.-amarela	RS	A	2	2	2	2	2	2	1	1	1
144. <i>Swartzia macrocarpa</i>	Spruce & Benth.	Caesalpiniaceae	Pacapeuá	RS	A	1	1	1	1	1	1	1	1	1
145. <i>Swartzia racemosa</i>	Benth.	Caesalpiniaceae	Pitaica-vermelha	TS	A/H	4	4	4	4	4	4	1	1	1
146. <i>Symphonia globulifera</i>	L.	Clusiaceae	Anani	TS	A/H	6	6	5	6	6	6	7	9	10
147. <i>Systemonodaphne mezii</i>	Kostern.	Lauraceae		TS	Z									1
148. <i>Tachigalia alba</i>	Ducke	Caesalpiniaceae	Tachi-preto-p.-inteiro	OC	V	1	1	1	1	1	1	1	1	1
149. <i>Tachigalia myrmecophila</i>	Ducke	Caesalpiniaceae	Tachi-preto	OC	V	3	3	3	3	2	2	1	1	1
150. <i>Tapirira guianensis</i>	Aubl.	Anacardiaceae	Tatapiririca	OC	F	1	1	1	1	1	1			
151. <i>Tapura singularis</i>	Ducke	Dichapetalaceae	Pau-de-bicho	TS	F	10	11	12	9	9	9	7	7	7
152. <i>Terminalia amazonica</i>	(Gmel.) Exell.	Combretaceae	Cuiarana	TS	V	3	3	3	2	2	1	1	1	1

Dinâmica da abundância das espécies arbóreas com respectiva forma de dispersão natural, em 2 ha de um fragmento de floresta tropical primária densa, no período entre 1956 e 1992, na Reserva Mocambo-APEG, Belém (PA). (continuação)

Espécie 1	Autor	Família	Nome popular	Est. SUC. ²	Disp. NAT ³	Mensurações (anos)								
						1956	1958	1960	1966	1968	1971	1984	1988	1992
153. <i>Theobroma speciosum</i>	Willd. Ex. Spreng	Sterculiaceae	Cacauí	RS	Z	13	13	13	12	12	10	9	8	8
154. <i>Theobroma subincanum</i>	Mart.	Sterculiaceae	Cupuí	RS	Z	3	3	3	6	8	10	17	18	18
155. <i>Thyrsodium paraense</i>	Huber	Anacardiaceae	Amaparana	OC	F	7	7	7	7	7	6	3	2	1
156. <i>Tovomitia choisyana</i>	Pl. et Tr.	Clusiaceae	Manguerana	RS	F	26	28	27	24	25	25	26	24	24
157. <i>Trattinickia burseraefolia</i>	Mart.	Burseraceae	Breu-sucuruba-branco	OC	F	2	2	2	2	2	2	2	2	2
158. <i>Trattinickia rhoifolia</i>	Willd.	Burseraceae	Breu-sucuruba	OC	F	4	4	4	3	2	2	2	2	2
159. <i>Trichilia acariaeantha</i>	Harms.	Meliaceae			F	3	3	3	3	3	3	2	2	2
160. <i>Trichilia lecointei</i>	Ducke	Meliaceae	Cachuá	RS	F	1	1	1	1	1	1			
161. <i>Trichilia schomburgkii</i>	DC.	Meliaceae	Cachuá-de-orelha	RS	F	1	1							
162. <i>Trichilia sp</i>		Meliaceae		RS						1	1	2	1	1
163. <i>Trichilia subsessilifolia</i>	DC.	Meliaceae		RS	F	1	1	1	1	1	1	1	1	1
164. <i>Vantanea parviflora</i>	Lam.	Humiriaceae	Paruru	TS	F	14	15	15	11	10	8	4	6	5
165. <i>Virola surinamensis</i>	Warb.	Myristicaceae	Ucuúba-branca	TS	H						1	1	2	1
166. <i>Vitex triflora</i>	Vahl.	Verbenaceae	Tarumã	OC	F	1	1	1	1	1	1	1	1	1
167. <i>Vochysia guianensis</i>	Aubl.	Vochysiaceae	Quaruba-tinga	TS	V	50	49	46	43	46	37	32	32	35
168. <i>Vouacapoua americana</i>	Aubl.	Caesalpiniaceae	Acapu	TS	F	19	19	19	21	23	23	31	31	33

1. Espécies em negrito é aquela que ocorre(u) com um único indivíduo durante todo o período analisado.

2. Est. Suc. (Estágio Sucessional): PI: pioneira; OC: oportunista de clareira; TS: tolerante à sombra; RS: reprodutora à sombra.

3. Disp. Nat. (Dispersão Natural): A = autocórica, H = hidroórica, V = anemocórica, Z = zoocórica, F = facultativa autocórica / zoocórica.